Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana L.*

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Dorothea TEUTSCH-FELBER
aus Kottwil (LU)

1969

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1970

Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana L.*

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Dorothea TEUTSCH-FELBER

aus Kottwil (LU)

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1970

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. H. Nüesch und Dr. W. Stingelin.

Basel, den 20. Mai 1969

Prof. Dr. H. NÜESCH
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Extrait de la *Revue Suisse de Zoologie*
Tome 77, fascicule 2, 1970

CURRICULUM VITAE

Am 22. Juli 1936 wurde ich, Dorothea Teutsch geb. Felber, als Tochter des Karl Seelaib, Bauunternehmer, und seiner Ehefrau Margarethe geb. Felber in Hamburg geboren. Die Primarschule besuchte ich in Rheinfelden (AG), ebenso während 3 Jahren die Bezirksschule. Im Frühjahr 1950 trat ich ins Mädchen-Gymnasium Basel ein, wo ich 1956 die Maturität (Typus B) bestand. 1958 verheiratete ich mich mit Klaus Teutsch aus Beuggen (Baden).

Zunächst studierte ich ein Semester an der Universität München und immatrikulierte mich anschliessend im Sommersemester 1957 an der Universität Basel. Als Hauptfach belegte ich Zoologie und als Nebenfächer Chemie, Botanik und Pharmakologie. Ich besuchte die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Privatdozenten: Bernhard, Bucher, Dahn, Erlenmeyer, Fallab, Flückiger, Geiger-Huber, Geigy, Handschin, Huber, Labhart, Ludwig, Miescher, Monnier, Nüesch, Portmann, Reichstein, Reiff, Schindler, Schüepp, Stingelin, Tamm, Vischer, Wagner. Vom Wintersemester 1961/1962 an war ich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Nüesch mit der Arbeit an der vorliegenden Dissertation beschäftigt.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546026_0053

Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana L.*

von

Dorothea TEUTSCH-FELBER

Mit 11 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 482

2. Material und methode 483

3. Uebersicht über die bearbeitete muskulatur der thoraxsegmente . . 486

A) Anatomie der Adultmuskeln (Abb. 1*a-c*) 486

a) Beinmuskeln:

Muskel 178, Metathorax 486

Muskel 136, Mesothorax 486

Muskel 86, Prothorax 488

Muskel 181*a*, Metathorax 488

b) Direkte Flugmuskeln:

Muskel 169, Subalarmuskel des Hinterflügels 488

Muskel 128, Subalarmuskel des Vorderflügels 488

c) Beinflugmuskel: Muskel 177*c*, Metathorax 489

d) Indirekte Flugmuskeln:

Muskel 155*a*, Metathorax 489

Muskel 113, Mesothorax 489

Muskel 60, Prothorax 489

Muskel 157, Metathorax 489

B) Fasergrösse der adulten Bein- und Flugmuskeln der 3 Thoraxsegmente. 490

C) Histologische Angaben:

a) allgemein 491

b) Sarkolemmstruktur von Muskel 178 494

D) Larvalmuskeln:
a) Anatomie 496
b) Histologische Angaben 497
c) Dickenwachstum 497

4. Denervationen bei larven und imagines
A) Postoperative Entwicklungszeit 499
B) Imaginalstruktur des Coxa-Senkers 178 des Metathorax nach Denervation der Larve 500
C) Denervation von larvalen und imaginalen Muskeln aus dem Innervationsgebiet des Nerven 6 im Metathorax 502
D) Denervation des Beinflugmuskels 177*c* 506
E) Reaktion verschiedener metathorakaler Muskeln auf den Eingriff in benachbarte und weiter entfernt liegende Innervationsfelder 506
F) Verhalten verschiedener Muskeln von Pro- und Mesothorax auf die Denervationen im Metathorax 509
G) Histologische Angaben zu den durch Denervation geschädigten Bein- und Flugmuskeln 511

5. Diskussion der ergebnisse
A) Bau und Entwicklung der Muskulatur 512
B) Denervation und Wachstum 513
C) Histologische Ergebnisse 516

6. Zusammenfassung der anatomischen, experimentellen und histologischen ergebnisse 518

7. Literaturverzeichnis 520

1. EINLEITUNG

Nach den Arbeiten von Kopeč (1923), Williams und Schneidermann (1952) und Nüesch (1952) sind die Muskeln holometaboler Insekten in ihrer Entwicklung von der Nervenversorgung abhängig. Für die Muskulatur hemimetaboler Insekten ist diese Frage trotz vielfacher Bearbeitung nicht entschieden. Eine grössere Zahl von Untersuchungen befasst sich mit der Beinregeneration der amerikanischen Schabe, *Periplaneta americana L.* und verwandten Tieren (Bodenstein, 1955/1957/1959; O'Farell, 1956; Guthrie, 1962; Penzlin, 1963/1964). Nach Bodenstein (1959) ist die Bedeutung des Nervensystems in allen diesen Fällen noch ungeklärt. Die Beobachtungen von Wigglesworth (1956) an den Intersegmentalmuskeln von *Rhodnius prolixus* stimmen damit überein. Keine sichtbare Degeneration der Muskeln bei Imagines von *Periplaneta* nach deren Denervation fanden Roeder und Weiant (1949) und Beranek und Novotny (1958). Wahrscheinlich

hängen diese Ergebnisse mit den relativ kurzen postoperativen Beobachtungszeiten, die diesen Untersuchungen zugrundeliegen, zusammen.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Prüfung der Wachstumsabhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem bei Hemimetabolen. Dabei wurde Wert auf eine möglichst lange Entwicklungszeit zwischen dem Eingriff ins Nervensystem der Larve und deren Imaginalhäutung gelegt. Die Wahl fiel auf *Periplaneta americana*. Durch die Operation wurden differenzierte, kontraktionsfähige Muskeln getroffen. Bei den Holometabolen dagegen kontrahieren sich die Muskeln erst nach völliger Differenzierung beim Schlüpfen der Imago. Wird die Muskelanlage vor der Imaginalentwicklung in der jungen Puppe denerviert, so entwickeln sich zum Beispiel die grossen Thoraxmuskeln nicht. Die Imago besitzt dann nur einige dünne, quergestreifte Muskelfasern (NÜESCH 1952).

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. NÜESCH. Ich danke meinem verehrten Lehrer für die stets anregende Betreuung und das Interesse, das er meinen Experimenten entgegenbrachte.

2. MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekte dienten mir Larven und Imagines von *Periplaneta*. Die beträchtliche Grösse und die leichte Züchtbarkeit des Tieres wirkten sich auf meine Versuche günstig aus.

Die Grundlage für die anatomischen und experimentellen Untersuchungen bildete die ausführliche Arbeit von CARBONELL (1947) über die Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana*. Bedeutende histologische Angaben über die Muskulatur der amerikanischen Schabe sind bei TIEGS (1954), EDWARDS (1954*b*), EDWARDS und RUSKA (1956) und SMIT (1958) zu finden. Entsprechende Untersuchungen an anderen Schaben (TIEGS, 1954; PRINGLE, 1947; HAGOPIAN, 1966) können in Hinsicht auf strukturelle Verhältnisse herangezogen werden.

Aufzucht: Die Tiere wurden im Thermostat bei einer optimalen Temperatur von 25°-28° C in mit Drahtnetzen verschlossenen Glasbehältern von 10 cm Höhe und gleichem Durchmesser aufgezogen. Das Futter bestand aus Haferflocken, Puderzucker, Obst und Salat (Zuchtbedingungen der J. R. Geigy AG, Basel). Zahlreiche, im Thermostaten aufgestellte Wasserbehälter und eine in den Zuchtgläsern regelmässig benetzte Sägemehlschicht sorgten für die erforderliche Feuchtigkeit. Angaben über die Biologie von *Periplaneta americana* finden sich bei FISCHER (1927), KLEIN (1933) und GIER (1947).

Nach der Operation hielt ich die Tiere einzeln in kleineren, sterilisierten Gläsern, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt waren. Am 1. Tag nach dem Eingriff blieben sie darin ohne Futter, doch wurde öfters das Papier neu angefeuchtet. Zeigten sie sich mehrere Stunden nach der Operation in ihrem Verhalten

noch sehr matt, so setzte ich sie auf einen nassen Wattebausch, was sich mehrfach günstig ausgewirkt hat. Erst 3-4 Tage später wurden sie wieder in den Thermostat zurückgestellt. Operierte Schaben müssen feucht gehalten werden. Kurz nach der Operation bedeutet Wassermangel bei Thermostattemperaturen den sicheren Tod. Dies spricht für die Beobachtung ROBINSONS (1928), dass operative Eingriffe den Wasserhaushalt der Insekten empfindlich stören.

Operationsalter: Wie bei zahlreichen anderen Insektenarten ist eine eindeutige Bestimmung der Larvenstadien von *Periplaneta* schwierig. Durchschnittlich sind bei der amerikanischen Schabe 10 Larvenstadien zu verzeichnen (GIER, 1947). 1-2 zusätzliche Stadien sind nach DRESCHER (1958) keine Seltenheit. Für meine Versuche hielt ich mich an die Grössenangaben von GIER (1947). Die meisten Larven wurden im 5. Stadium denerviert, einige wenige im 6. Insgesamt operierte ich 85 männliche und weibliche Tiere.

Narkose: Zur Narkose verwendete ich ausschliesslich CO_2. 15 Minuten vor der Operation wurden die Tiere in ihren Gläsern stark mit dem Gas überströmt, damit die Vollnarkose möglichst schnell eintrat. Bei schwachem Ueberstömen mit CO_2 dehnt sich das durch motorische Unruhe gekennzeichnete Erregungsstadium zu lange aus, was zu Beinamputationen an Tibia oder Trochanter führen kann.

Operation: Zur Operation wurden die Schaben in eine mit CO_2 durchströmte Schale auf den Rücken gelegt, befestigt und die metathorakalen Beine mit Haken stark gespreizt. In dieser Position war der zu entfernende Nerventeil, wenigstens bei Nerv 5, bereits von aussen erkennbar. Durch einen Längsschnitt in die Cuticula neben der Körpermedianen wurde das Ganglion freigelegt, sodass der Nerv in unmittelbarer Nähe desselben durchschnitten werden konnte. Der Nerv wurde ausserdem dicht vor seinem Eintritt in die Coxa durchgetrennt. Das zwischen den beiden Schnittstellen liegende, meist ziemlich grosse Nervenstück wurde herausgenommen. Auf diese Weise entfernte ich einseitig je nach Versuchsreihe die Nerven 4, 5 oder 6 des metathorakalen Ganglions. Durch diesen Eingriff sollte die Nervenregeneration, die bei Larven und Imagines von *Periplaneta americana* sehr rege verläuft (BODENSTEIN, 1955, 1957) verhindert werden. Exstirpation des ganzen metathorakalen Ganglions war für meine Versuche unmöglich, weil die Tiere wegen des gelähmten Abdomens die nächste Häutung nicht überstehen. Als weitere Sicherung gegen die Regeneration der Nerven zog ich das distale Nervenende nach dem Schnitt ruckartig aus der Coxa heraus. Bei verschiedenen Tieren gelang der Doppelschnitt und damit die Entfernung des Nervenzwischenstücks nicht gleich bei der ersten Operation. In all diesen Fällen regenerierte der Nerv in wenigen Wochen (30-35 Tage), was Nachoperationen erforderlich machte. Bei Nerv 5 war das Regenerat von aussen feststellbar.

Ein spezieller Wundverschluss erwies sich als unnötig, da sich bei *Periplaneta* die Wunde durch ein Blutgerinnsel nach ungefähr einer halben Stunde ein erstes Mal schliesst. Schon während der Operation zeigte die grössere Wunde über dem Ganglion stets die Tendenz zu verkleben, indem Lymphflüssigkeit austrat, die in kurzer Zeit geronnen war und dadurch das Operationsfeld unübersichtlich machte. Den operierten Schaben wurde daher die entfernte Haut über die Wunde zurückgeklappt und das betreffende metathorakale Bein leicht an den Körper angedrückt. Die Feststellung von FRANKE (1957), dass durch längere, intensive CO_2-Überströmung die Gerinnungsfähigkeit des Blutes von *Periplaneta* herabgesetzt wird, kann ich nicht bestätigen.

Verhalten der Tiere nach der Operation: Spätestens 4 Tage nach der Operation ist das Verhalten der Larven völlig normal. Die Beweglichkeit des metathorakalen Beines der Operationsseite erscheint auch bei N5-Schnitt nicht beeinträchtigt. Adult entsprechen die operierten Tiere in den verschiedenen Körpermassen den von GIER (1947) angegebenen normalen Imaginalwerten. Ihr allgemeines Wachstum ist also normal. Auffällig ist die Narbe an der Operationsstelle beim Ganglion. Sie besteht bei den meisten Imagines aus einem grösseren, schwarzen Chitinfleck. Dieselbe Beobachtung machte ERMIN (1939) ebenfalls an *Periplaneta americana*, nachdem er an Larven Schnitte ins Chitin vorgenommen hatte. Der Autor führt die Melanisierung der Narbe auf Degeneration von Lymphozyten zurück. Bei seinen Versuchen blieb diese Färbung jedoch nie länger als eine Larvenperiode bestehen.

Mortalität: In den ersten Tagen nach der Operation und durch Schwierigkeiten bei den nächstfolgenden Häutungen starben insgesamt 28% der Tiere. Die verhältnismässig hohe Sterblichkeit bei der N6-Gruppe ist wahrscheinlich auf den besonders schwierigen Eingriff zurückzuführen (15%).

Fixierung: Alle operierten Larven wurden als Imagines fixiert. Die längste postoperative Beobachtungszeit betrug 556 Tage. Die operierten Adulttiere lebten durchschnittlich 190 Tage bis zu ihrer Fixierung. Zur Fixation verwendete ich ausschliesslich das Gemisch von Bouin-Dubosq. Die Tiere wurden über Methylbenzoat in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke von Quer- und Längsschnitten der verschiedenen Muskeln betrug 7 μ. Nur die Querschnitte der dicksten Muskelpartie wurden ausgewertet.

Färbungen: Sämtliche histologischen Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Zur Auszählung der Muskelkerne verwendeteich Totalpräparate larvaler und adulter Muskelfasern, die mit Eisenhämatoxylin nach Weigert behandelt worden waren.

Auswertung: Für die Darstellung der histologischen Strukturen benützte ich den Zeichenspiegel „Wild Heerbrugg". Die so gezeichneten Faserquerschnitts-

flächen wurden planimetrisch ausgemessen (total 8500 Messungen). Die imaginalen Faserflächenmittelwerte basieren überall auf 100-300 Werten von 6-12 Tieren. Den larvalen Mittelwerten liegen meist 100, in wenigen Fällen 75 Werte zugrunde. Die Faserzahl wurde am Muskelquerschnitt ermittelt. Die Muskelmasse lässt sich aus den Mittelwerten von Faserzahl und Faserquerschnittsfläche errechnen. Die Prozentzahlen beziehen sich überall auf die Adultwerte nicht operierter Muskeln. Das gesamte Zahlenmaterial kann an der Zoologischen Anstalt Basel eingesehen werden.

3. ÜBERSICHT ÜBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR DER DREI THORAXSEGMENTE

Die Thoraxmuskulatur der amerikanischen Schabe weicht in mancher Hinsicht stark von dem von SNODGRASS (1935) aufgestellten anatomischen Plan für ein Fluginsekt ab (CARBONELL, 1947). Die Gruppe der vertikalen Tergo-Sternalmuskeln zum Beispiel, die im Pterothorax anderer Insekten meist mächtig entwickelt ist, fällt ganz aus. Ein funktioneller Ersatz durch andere Muskeln ist nicht vorhanden (SNODGRASS, 1935). Die dorsolongitudinalen und dorsolateralen Flugmuskeln sind im Vergleich zu anderen Insekten schwach entwickelt. *Periplaneta* berwegt sich hauptsächlich schnell laufend fort. Entsprechend stark und zahlreich sind die Muskeln zur Bewegung der Beine ausgebildet. Von den 36 Muskeln des Metathorax wirken nach Snodgrass nur 3 als direkte Flugmuskeln. Histologisch sind Bein- und Flugmuskeln von gleicher Struktur, wie es auch TIEGS (1955) beschrieben hat. Die elektronenoptischen Untersuchungen von EDWARDS (1954*b*) stimmen damit überein.

Die Muskeln für die Denervationsversuche wählte ich nach deren Funktion aus. Von den 11 untersuchten Muskeln liegen 6 im Metathorax, 3 im Mesothorax und 2 im Prothorax. Die Muskeln der Segmente 1 und 2 sind denen von Segment 3 homonom. Nach PIPA/COOK (1959) gehen von allen 3 Thoraxganglien der amerikanischen Schabe 7 Nervenpaare aus. Davon innervieren die Nerven 3, 4, 5 und 6 die Beinmuskulatur (DRESDEN/NIJENHUIS, 1955). Die zu meinen Experimenten herangezogenen Muskeln gehören in die Innervationsgebiete 2, 4, 5 und 6. Alle Nerven innervieren eine grössere Zahl von Muskeln mit ganz verschiedenen Funktionen. Eine Ausnahme hiervon bildet der Nerv 4, der, abgesehen von 2 kleineren Beinmuskeln, nur den mächtigsten, in mehrere Teile gegliederten Muskel des Beins und des Metathorax 177 innerviert.

A) *Anatomie der adulten Muskeln*

a) *Beinmuskeln:* Muskel 178, Methathorax
Muskel 136, Mesothorax

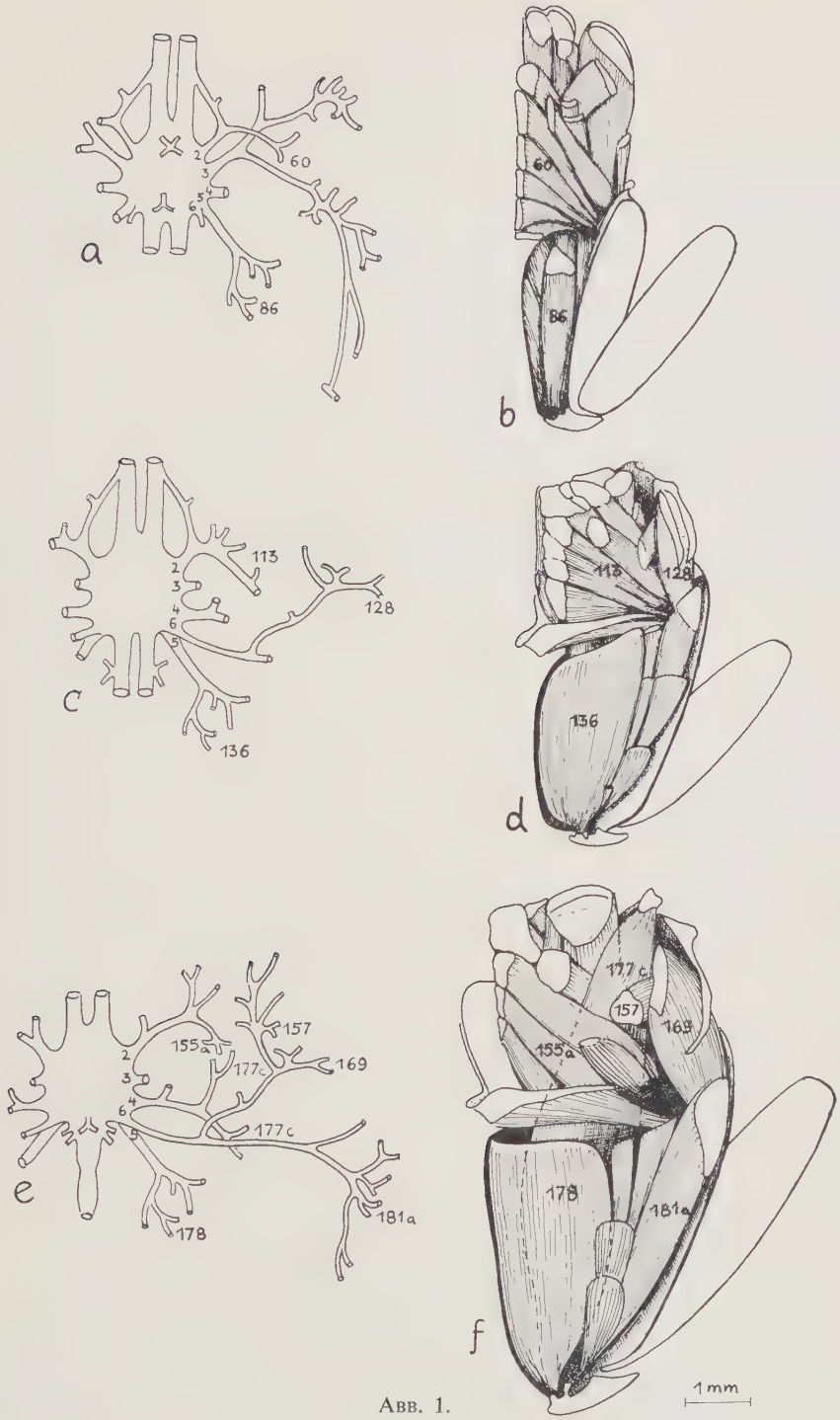

Abb. 1.

Übersicht über die untersuchte Muskulatur aus den drei Thoraxsegmenten von Periplaneta americana
a, b: Prothorax c, d: Mesothorax e, f: Metathorax
(Muskulatur nach Carbonell (1947), verändert;
Innervation nach Pipa/Cook (1959), verändert)

Muskel, 86 Prothorax
Muskel 181*a*, Metathorax

Muskel 178 ist zwischen der hinteren Wand der Coxa und einer an der proximalen Hinterseite des Trochanters befestigten Sehne ausgespannt. In der Nähe des Sehnenansatzes hat er 318 Fasern (274-332), deren Querschnittsflächen im Mittel je 325 μ^2 (s = $\pm$ 97 μ^2) messen. Beim Muskelursprung an der Coxa-Wand beträgt die Faserzahl 870 (643-1050) und die Faserfläche 396 μ^2 (s = $\pm$ 162 μ^2). Die den ganzen Muskel durchlaufenden Fasern sind im Durschschnitt 6,2 mm lang (6,1-6,4 mm). Die Masse der Fasern vermehrt sich zwischen Ursprung und Ansatz des Muskels um 18%; ihre Zahl erhöht sich dabei um 63%. Auf mittlerer Muskellänge sind mit 754 Fasern bereits 87% der Faserzahl des Coxa-Senkers an seiner Ursprungsstelle erreicht. Diese starke Faservermehrung ist zur Hauptsache durch die am Ansatzpunkt auf der ventralen Seite des Muskels vorhandene, kleine Innensehne bedingt, die nur bis in die halbe Muskellänge reicht. Der Coxa-Senker 178 besteht also anatomisch aus zwei verschiedenen Elementen. Dorsal stellt er ein breites, flaches Muskelband mit Fasern dar, die den ganzen Muskel durchziehen. Ventral verbirgt sich beim Muskelansatz am Trochanter eine Innensehne, sodass der Muskel hier fiederförmig ist. Nach dem Auslaufen des Fiederteils vermehren sich die Fasern durch Längsspaltung nur noch um 12%. Die Gesamtquerschnittsfläche von Muskel 178 (Faserzahl x Faserquerschnittsfläche) bei seinem grössten Durchmesser kurz vor seiner Ursprungsstelle an der hinteren Coxa-Wand misst 0,344 mm^2.

Gleich aufgebaut wie Muskel 178 sind dessen homonome Muskeln im Meso- und Prothorax. An seiner Ursprungsstelle erreicht der Coxa-Senker 136 des 2. Segmentes 867 Fasern (824-915) und einen Gesamtquerschnitt von 0,272 mm^2. Der prothorakale Muskel 86 ist von geringerer Faserzahl und -dicke (Gesamtquerschnitt in der Nähe der dorsalen Coxa-Wand: 0,109 mm^2).

In die Reihe der untersuchten Beinmuskeln gehört auch der als Beinheber funktionierende Muskel 181*a* im Metathorax, der seitlich an der dorsalen Coxa-Wand entspringt und dort aus 375 Fasern (306-435) besteht (Gesamtquerschnitt: 0,069 mm^2). Er inseriert an einer mit dem distaten Teil des Trochanters verbundenen Sehne.

b) *Direkte Flugmuskeln:*

Muskel 169, Subalarmuskel des Hinterflügels
Muskel 128, Subalarmuskel des Vorderflügels

Von den 3 Muskeln des Metathorax, denen Snodgrass direkte Flugfunktionen zuschreibt, ist Muskel 169, der Flügeldepressor und -extensor, bei weitem der mächtigste. In Form von 2 dicken Strängen entspringt er oben und unten am

Meron und setzt breit am Subalare an. Abbildung 1c zeigt nur den dorsalen, längeren Strang, dessen Fasern 4,3 mm (4,0-4,5 mm) lang sind. Der adulte Muskel 169 lässt im Querschnittsbild eine deutliche Gruppierung der Fasern zu Bündeln erkennen (Abb. 10). Unten am Meron sind es ungefähr 21 Bündel, die im Mittel aus 20 Fasern (6-58) bestehen. Die Stärke der Fasern variiert sehr stark. Neben dünnen Fasern von 90 μ^2 kommen dicke von 760 μ^2 und mehr Fläche vor, deren Querschnittsbild durch Einwüchse des Sarkolemms und eine rundliche Form gekennzeichnet ist. Die gleichen Erscheinungen am Sarkolemm, nur weniger ausgeprägt, weisen alle Fasern auf, deren Querschnittsfläche grösser als 400 μ^2 ist. Kurz vor dem Ansatz am Subalare zählt Muskel 169 zwischen 39 und 46 Bündel, die im Mittel 18 Fasern (9-50) enthalten. Die Muskelquerschnittsfläche (Faserzahl x Faserquerschnittsfläche) beträgt hier 0,855 mm².

Muskel 128 im Mesothorax entspricht 169 in der anatomischen Lage und besteht vor seinem Ansatz am Subalare aus etwa gleichviel Fasern wie dieser (844 Fasern, (669-1037) bei 128 gegenüber 832, (571-991) bei 169). Der grösste Gesamtquerschnitt des Muskels beträgt 0,452 mm².

c) *Beinflugmuskel: 177c, Metathorax*

Muskel 177c gehört zu dem aus 5 Aesten bestehenden Hauptbeinsenker. Der Ast c hat neben seiner Funktion als Depressor adult noch bedeutende Flugfunktionen und entspricht nach Snodgrass dem Pronator- Extensor des Hinterflügels anderer Insekten. Er entspringt am Basalare und ist mit den anderen 4 Ästen durch eine gemeinsame Sehne mit dem Trochanter verbunden. Die Querschnittsfläche der dicksten Muskelpartie misst 1.041 mm² und ist im Mittel aus 802 Fasern (686-914) zusammengesetzt. Die den ganzen Muskel durchziehenden Fasern sind 11,7 mm (11,3-11,8) lang.

d) *Indirekte Flugmuskeln:*

Muskel 155a, Metathorax
Muskel 113, Mesothorax
Muskel 60, Prothorax
Muskel 157, Metathorax

Der dorsolaterale Flugmuskel 155*a* ist ein breites Faserbündel, das nahe der Medianlinie des Tergums entspringt und seitlich an der Vorderkante des 1. Abdominaltergums ansetzt (Faserzahl am Ursprungsort: 314, 201-390; Gesamtquerschnitt: 0,128 mm²).

Muskel 113 des Mesothorax besteht im Mittel aus 456 Fasern (398-571). Sein Gesamtquerschnitt nahe der Mittellinie des Tergums beträgt 0,148 mm².

Der prothorakale Muskel 60 ist fächerförmig und wesentlich kleiner als seine homonomen Muskeln der beiden hinteren Segmente (Muskelquerschnittsfläche: 0,092 mm²; Faserzahl: 323, 211-419).

Der Tergopleuralmuskel 157 des Metathorax ist ein breites, mächtiges Band, das sich seitlich vom Tergum zur oberen Kante der Pleura erstreckt und im Mittel aus 375 Fasern besteht (Gesamtquerschnitt: 0,142 mm²). Seine Faserzahl schwankt zwischen 288 und 558, wohl weil beim Herauspräparieren dieses Muskels leicht Schwierigkeiten auftreten und Fasern dabei verlorengehen.

B) *Fasergrösse der adulten Bein- und Flugmuskeln*

Wie aus Querschnittsbildern ersichtlich ist, unterscheiden sich die Fasern aller Muskeln stark in Form und Grösse (Abb. 2). Sie lassen sich jedoch an Hand von 100-300 planimetrisch gemessenen Faserquerschnittsflächen pro Muskel in gemeinsame Grössenklassen einteilen.

Die Einteilung basiert auf einer geometrischen Reihe, indem jede Klasse die vorhergehende um einen Drittel übertrifft. So entstehen insgesamt 7 verschiedene Grössenklassen.

Kl. 1: 0- 117 u²
2: 118- 274 u²
3: 275- 481 u²
4: 481- 758 u²
5: 759-1146 u²
6: 1147-1662 u²
7: 1663-2350 u²

Aus der verschiedenen Klassenaufteilung ergibt sich die Muskelchararakteristik. Die Fasern von Muskel 178 des Metathorax gehören zu den Klassen 1-5, vorwiegend jedoch zur Klasse 3. Die Klassen 6 und 7 sind unbesetzt. Die Fasern des metathorakalen Muskels 155a sind ebenfalls auf die Klassen 1-5 beschränkt. Ihre Verteilung auf die Grössenklassen ist der von Muskel 178 sehr ähnlich. Die gleiche Uebereinstimmung der Faserbilder ergibt sich für die den Muskeln 178 und 155*a* homonomen Muskeln des Meso- und Prothorax. Interessanterweise bestehen auch die bedeutend kleineren prothorakalen Muskeln aus etwa gleichviel Fasern der Klasse 3 wie die metathorakalen.

Bei den direkten Flugmuskeln von Meta- und Mesothorax und bei dem nur im Metathorax gemessenen Beinflugmuskel ist die Mehrzahl der Fasern grösser als die der Klasse 3. Beim Beinflugmuskel 177c zum Beispiel gehören 19% der Fasern in die 5., 47% in die 6. und 18% in die 7. Klasse. Klasse 4 ist wesentlich schwächer besetzt und Klasse 3 nur mit Einzelwerten. Beim Subalarmuskel 169 enthalten neben der 5. Klasse mit 37% auch 4 und 6 eine grössere Zahl an Fasern.

Der mesothorakale Muskel 128 gibt weitgehend die Zahlenverhältnisse des Beinmuskels 136 des 2. Segmentes wieder, nur dass hier die Fasern durchschnittlich um 1 Grössenklasse dicker sind.

Adultmuskeln	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178/Th3	2	23	46	26	3	0	0
155a/Th3	1	19	48	26	6	0	0
136/Th2	2	37	49	12	0	0	0
113/Th2	3	34	51	12	0	0	0
86/Th1	3	47	47	3	0	0	0
60/Th1	2	46	48	4	0	0	0

Adultmuskeln	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169/Th3	0	0	8	21	37	28	6
128/Th2	0	9	36	44	8	3	0
177c/Th3	0	0	4	12	19	47	18

Gemeinsam mit dem Coxa-Senker 178 haben die Muskeln 177*c*, 169 und 128 die Verteilung ihrer Fasern auf fünf aufeinanderfolgende Grössenklassen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei keinem Muskel alle Faserklassen vorhanden sind. Für die metathorakalen Muskeln sind es meist 5 und für die Muskeln der beiden vorderen Segmente häufig nur 4 hintereinanderfolgende Klassen. Die Klassen 5-7 sind nur bei denjenigen Muskeln des Metathorax stark besetzt, die nach Snodgrass spezielle Flugfunktionen ausüben.

C) *Histologische Angaben*

a) *Allgemein:*

Die Fasern aller untersuchten Muskeln entsprechen dem von Tiegs (1954) für *Blatella germanica* beschrieben Tubulärmuskel. Lamellenförmige Fibrillenreihen ragen vom Faserrand gegen das Zentrum, das bei Fasern, deren Querschnittsfläche mehr als 220 μ^2 misst, aus einem Plasmahof besteht. Erst bei Fasern mit grösserer Querschnittsfläche zeigt der Plasmahof die rundliche bis vieleckige Form, was zu der von Smit (1958) beschriebenen Felderstruktur der Fasern

führt (Abb. 2). Zahlreiche Fasern sind aber auch nahezu rechteckig, wobei viele Lamellen von einer zur anderen Längsseite durchlaufen (Abb. 4).

Im Lamellenrand lassen sich deutlich 2 Typen von Fibrillenreihen unterscheiden, die meist streng voneinander getrennte Gruppen bilden. Bei der einen Gruppe (Typus 1) sind sie übersichtlich angeordnet und bei allen untersuchten

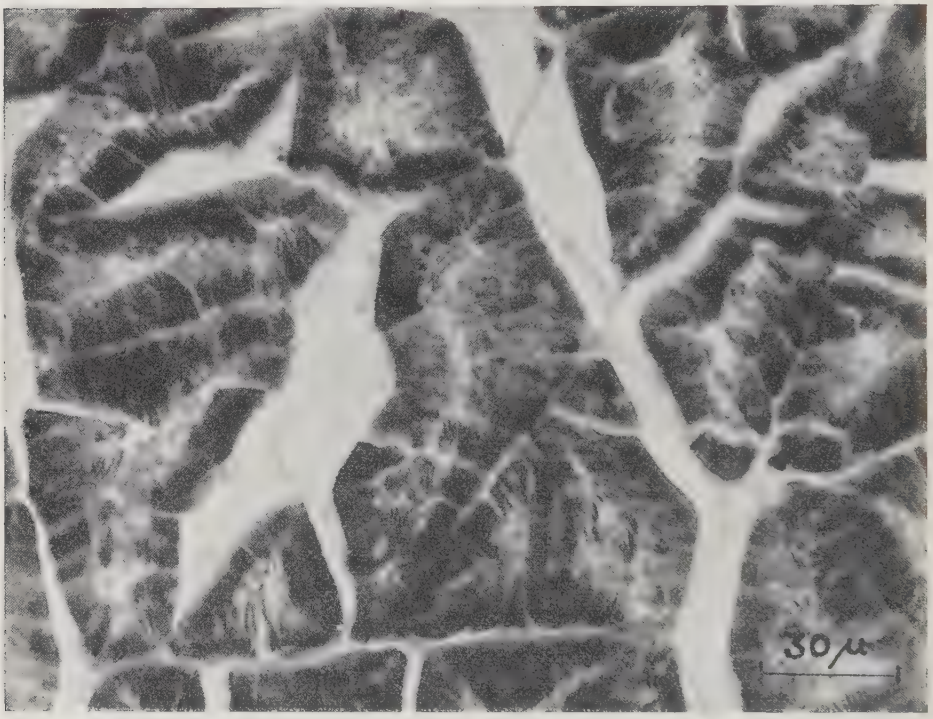

Abb. 2.

Querschnitt durch den adulten Dorsolateralmuskel 113 des Mesothorax

Muskeln von Meta-, Meso- und Prothorax in gleicher Zahl pro Längeneinheit des Faserrandes vorhanden (11 auf 10 µ). Die Einzellamelle ist aussen etwa 0,7 µ dick; im Faserinnern aber wesentlich dicker. Pringle (1957) gibt die Lamellendicke am Faserrand bei *Blattella germanica* mit 0,5 µ an. In der Länge variieren die Lamellen zwischen 5 bis 24 µ. Die Lamellen der andern Gruppe (Typus 2) sind viel kleiner (im Mittel 16 auf 10 µ), durchschnittlich 0,5 µ dick und 5 µ lang (Abb. 3). Die angegebenen Werte sind eher Schätzwerte. Auch diese Gruppe findet sich bei allen Muskeln der 3 Thoraxsegmente.

Die Zellkerne liegen grösstenteils an der Peripherie, direkt unter dem Sarkolemm, bisweilen aber auch im zentralen Plasmahof oder zwischen den Lamellen.

Kernzahl: Die Fasern sind mehrkernig. Auf 100 μ Faserlänge weist der adulte Coxa-Senker 178 durchschnittlich 3-6 Kerne auf. Für eine den ganzen Muskel durchlaufende Faser ergibt sich eine mittlere Gesamtkernzahl von 223 (219-230). Die Kerne sind meistens langgestreckt (durchschnittliche Länge: *26* μ, 17-30 μ). Die Kernzahl und -form des Subalarmuskels 169 und des Beinflugmuskels 177*c* — ebenfalls an 50 Fasern bei gleicher Masseinheit festgestellt — unterscheidet sich nicht wesentlich von der des Muskels 178 (im Mittel 3,7 Kerne/169; 3,8/177*c*).

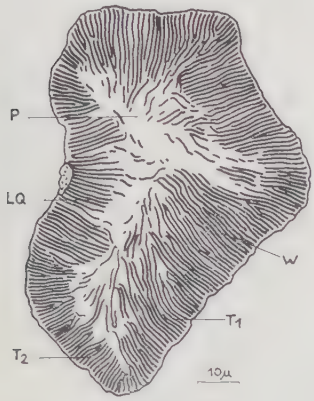

ABB. 3.

Adulte Faser:
T_1: Lamellenartige Fibrillenreihen; Typus 1
T_2: Lamellenartige Fibrillenreihen; Typus 2
LQ: Lamellenartige Fibrillenreihen; entstanden durch Querspaltung der Lamellen des Typus 1
W: Wachstumszone grösster Intensität: zahlreiche Längsspaltungen der Lamellen gegen die Peripherie zu
P: Plasmahof

ABB. 4.

„Rechteckige Faserform"
L: Von einer Längsseite zur anderen durchlaufende Lamellen
Q: Querspaltung der durchlaufenden Lamellen führt zur Bildnng des peripheren Fibrillenkranzes und des Plasmahofes
LL: Lamellen werden durch Längsspaltungen nach aussen hin dünner
R: Abgebogener Richtungsverlauf der Lamellen

Querstreifung: Von EDWARDS (1954*b*) liegen elektronenmikroskopische Untersuchungen vor über die Unterteilung der Sarkomere bei der indirekten Flugmuskulatur und der Beinmuskulatur der amerikanischen Schabe. Der Verfasser gibt die durchschnittliche Sarkomerenlänge für den Dorsolongitudinalmuskel mit 4,19 μ und für den Femurmuskel mit 4,33 μ an. Nach meinen Messungen ist die Sarkomerenlänge von 178 4,1 μ und die von 169 und 177*c* 4,7 μ. Von den Querlinien ist im Lichtmikroskop meist nur die Z-Scheibe deutlich wahrnehmbar. Im Dilatationszustand sind beim A-Band an der Begrenzung zu den J-Bändern Zonen mit dichter gelagertem Material zu erkennen (Abb. 5).

b) *Sarkolemmstrukturen des Coxa-Senkers 178:*

Das die Muskelfaser umhüllende Sarkolemm greift in regelmässigen Abständen in die Querlinie Z ein, was in zahlreichen Arbeiten, sowohl über Vertebraten- als auch über Insektenmuskulatur, bestätigt wird (ENGELMANN, 1873; MARCEAU,

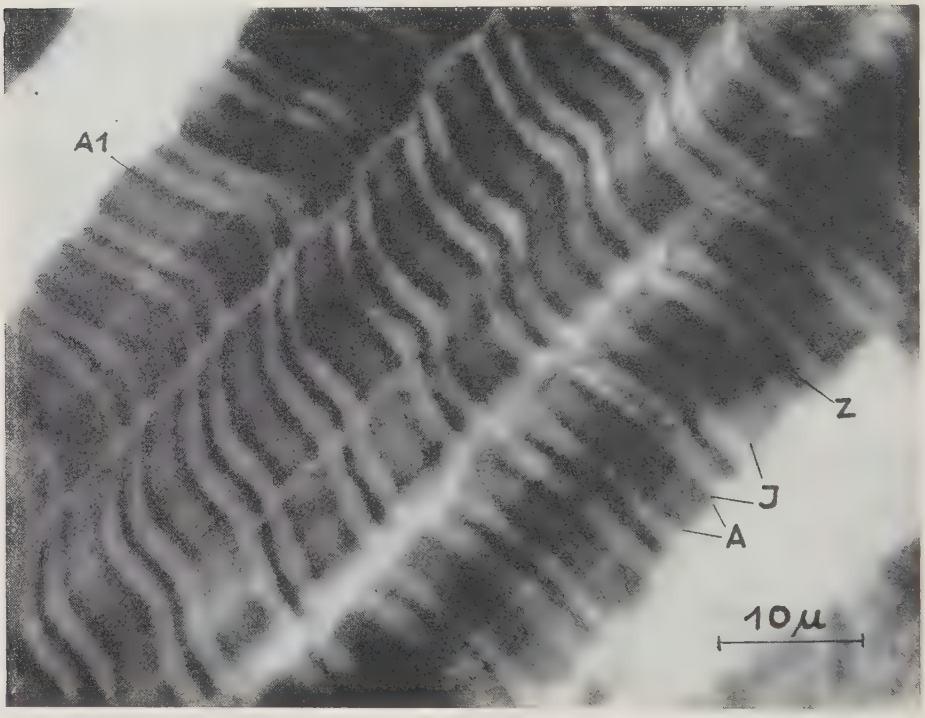

ABB. 5.

Längsschnitt durch den Beinmuskel 181*a* des Metathorax, Imago:
Querstreifung; Z: Z-Membran J: J-Band A: A-Band
A_1: Zonen mit dichter gelagertem Material

1903; HOLMGREN, 1908; BALDWIN, 1913; VON BOGA, 1937; CIACCIO, 1938). Die Autoren TIEGS (1954), EDWARDS (1954*b*), EDWARDS und RUSKA (1956) und PIPA und COOK (1958) stimmen darin überein, dass die periodischen Verzahnungen des Sarkolemms in die Muskelfaser auf der Höhe der Z-Membran zur Struktur des Insektenmuskels mit langsamer Kontraktion (slow-muscle) gehören. Der als Coxa-Senker funktionierende Beinmuskel 178 ist nach BECHT und DRESDEN (1956) eindeutig ein Muskel von schneller Kontraktion (fast muscle). Bei ihm erscheinen jedoch in Längsschnitten, welche in Hämatoxylin-Heidenhain gefärbt wurden,

deutlich die oben für den Muskel mit langsamer Kontraktion als typisch angegebenen Strukturmerkmale. Von den bisherigen Beobachtungen am Insektenmuskel abweichend ist auch die Feststellung, dass diese Sarkolemmverzahnungen in einer stärkeren und einer schwächeren Form vorkommen; zwei stärkere sind immer durch eine gewisse Anzahl schwächerer voneinander getrennt. Beim

Abb. 6.

Sarkolemmstrukturen der Fasern des metathorakalen Beinmuskels 178; Imago; Totalpräparat. SV: Verzahnung des Sarkolemms in die Z-Membran
Z: Z-Membran

Abb. 7.

Muskelfaser von Muskel 178 (adult), angefärbt mit Hämatoxylin-Heidenhain;
SST: Verzahnung des Sarkolemms in die Z-Membran; schwache Form
SS: Verzahnung des Sarkolemms in die Z-Membran; starke Form

adulten Muskel 178 befinden sich zwischen 2 starken Verzahnungen im Mittel 12-15 Sarkomere (50-60 μ), an einzelnen Stellen sogar bis zu 40 Sarkomeren (172 μ). Die Zahl der Sarkomere zwischen den beiden starken Querbändern ist auch abhängig von der Lage auf der Muskelfaser und deren Grösse. Am Faseranfang sowie auf dünneren Fasern zählt das Zwischenstück meist nur 5-7 Sarkomere (22-30 μ) (Abb. 7). Im Totalpräparat sind die schwachen Sarkolemmverzahnungen kaum zu erkennen (Abb. 6).

D) *Larvalmuskeln*

a) *Anatomie:*

Die anatomische Lage der larvalen Muskeln ist die gleiche wie diejenige der Adultmuskeln (vergl. Kap. A). In der halbwüchsigen Larve (Ende Larvenstadium 5) erreichen die metathorakalen Beinmuskeln 178 und 181*a* mehr als 80% ihrer adulten Faserzahl. Gleiches Verhalten zeigt der Beinflugmuskel 177*c*. Alle andern sind noch weniger weit entwickelt, bestehen aber mit Ausnahme der Subalarmuskeln (z.B. 24% bei 169) aus mehr als 65% der Imaginalzahl.

Abb. 8.

Faserspaltung in der halberwachsenen Larve

Auch im Dickenwachstum unterscheiden sich zu diesem Zeitpunkt die Fasern der einzelnen Muskeln sehr stark. Die von Muskel 178 erreichen 84% der Grösse der Imaginalfasern. Die metathorakalen Muskeln 181*a* und 155*a*, die mesothorakalen Muskeln 136 und 113 und die prothorakalen Muskeln 86 und 60 sind in ihrem Dickenwachstum dem Muskel 178 ähnlich. Der direkte Flugmuskel 169 des Metathorax weist im 5. Larvenstadium 37% und der homonome Muskel 128 des Mesothorax erst 17% der adulten Fasergrösse auf. Muskel 157 liegt um wenige Prozente höher als Muskel 169. Der Wachstumsrhythmus beider Subalarmuskeln weicht somit deutlich von demjenigen der reinen Beinmuskulatur ab. Der Beinflugmuskel 177*c* kann aufgrund seiner Faserzahl zum Entwicklungstyp 178 gerechnet werden; im Gegensatz zu diesem wachsen aber seine Fasern während der späteren Larvenstadien noch sehr stark in die Dicke.

b) *Histologische Angaben:*

Die larvalen Fasern des 5. Stadiums sind weitgehend gleich gebaut wie die adulten. Da sich die Fasern in diesem Stadium stark aufspalten und vermehren, ist die einzelne Faser oft schwer abzugrenzen (Abb. 8). Nach Abschluss des Spaltungsprozesses verfügt die larvale Faser über einen geschlossenen Lamellenkranz am Faserrand, der wie bei der adulten Faser aus 2 Gruppen von Fibrillenreihen besteht. Die eine Gruppe ist auch hier von aufgelockerter Struktur und weist bei allen untersuchten Muskeln im Mittel 11 Fibrillen pro 10 μ Randlänge auf. Die Dicke der Lamellen entspricht dem adulten Wert, ihre Länge hingegen nicht (grösste gemessene Länge: 13 μ). Die zweite Gruppe umfasst wesentlich kleinere Lamellen (durchschnittliche Länge: 4 μ). Abzählungen am Faserrand sind wegen der sehr geringen Abstände zwischen den Lamellen unmöglich. Der Plasmahof ist bei den meisten Fasern erst in Ausbildung begriffen. Die Kerne liegen wie bei der adulten Faser meist unter dem Sarkolemm, zum Teil aber auch innerhalb der Fibrillen.

Kernzahl: Die Kernzahl wurde bei den metathorakalen Muskeln 178, 169 und 177*c* bestimmt. Pro 100 μ Faserlänge weist der Coxa-Senker 178 4,4, der Subalarmuskel 169 4,2 und der Beinflugmuskel 177*c* 4,1 Kerne auf. Die Gesamtkernzahl für eine, den ganzen Muskel 178 durchlaufende Faser von rund 3,4 mm Länge, beträgt 150 (67% der Imaginalzahl). Die langgestreckten Kerne messen im Mittel 23 μ.

c) *Dickenwachstum:*

Die Fasern vermehren sich während der ganzen Larvalzeit durch Längsspaltung, wobei die Mehrzahl bis zum Ende des 6. Stadiums gebildet wird. Die zur Spaltung ansetzende Faser unterscheidet sich von den übrigen durch ihre rundliche Form, ihre beträchtliche Grösse — durchschnittlich 650 — 1340 μ^2 — und ihre Innenstruktur. Die Fasern sind prall gefüllt mit lamellenartigen Fibrillenreihen, die aus der Fasermitte nach der Peripherie ausstrahlen und durchgehend gleich dick sind. Lamellenlängsspaltungen sind hier äusserst selten, auch der Plasmahof fehlt, (Abb. 9*a*). Durch das ins Innere der Faser vordringende Sarkolemm wird ein Teil des Faserrandes mit in die Faser hineingeschoben. Die vorher geradlinig von innen nach aussen verlaufenden Lamellen werden dadurch gestaucht und mehrmals verbogen. Lediglich entlang des sich einschiebenden Sarkolemms und an der Faserperipherie sind lamellenförmige Fibrillenreihen in grösserer Zahl erkennbar (Abb. 9*b*). Durch Querspaltung teilen sich die stark gestauchten Lamellen im Faserinnern in viele kleine Stücke (durchschnittliche Länge: 3 μ) Dadurch entstehen die im Plasmahof liegenden Lamellenbündel, die jede grössere Faser neben dem peripheren Lamellenkranz enthält (Abb. 9*c*). Eine Faser teilt sich in der Regel 1-2 mal. Jede Tochterfaser besteht unmittelbar nach

der Spaltung aus einem Lamellenstück des peripheren Kranzes der Ursprungsfaser. Häufig ist zu beobachten, dass sich die Fibrillenreihen mit dem nachfolgenden Faserwachstum verlängern und auf ihrer ursprünglichen Innenseite durch Querspaltung kleine Stücke von 3-4 μ Länge abtrennen. Auf diese Weise bilden die Fasern einen grossen Teil ihres lamellären Fibrillenkranzes. An der Neubildung des Kranzes sind aber auch andere Fibrilleneinheiten beteiligt. Die sich teilende Faser zeigt entlang des sich einschiebenden Sarkolemms Reihen

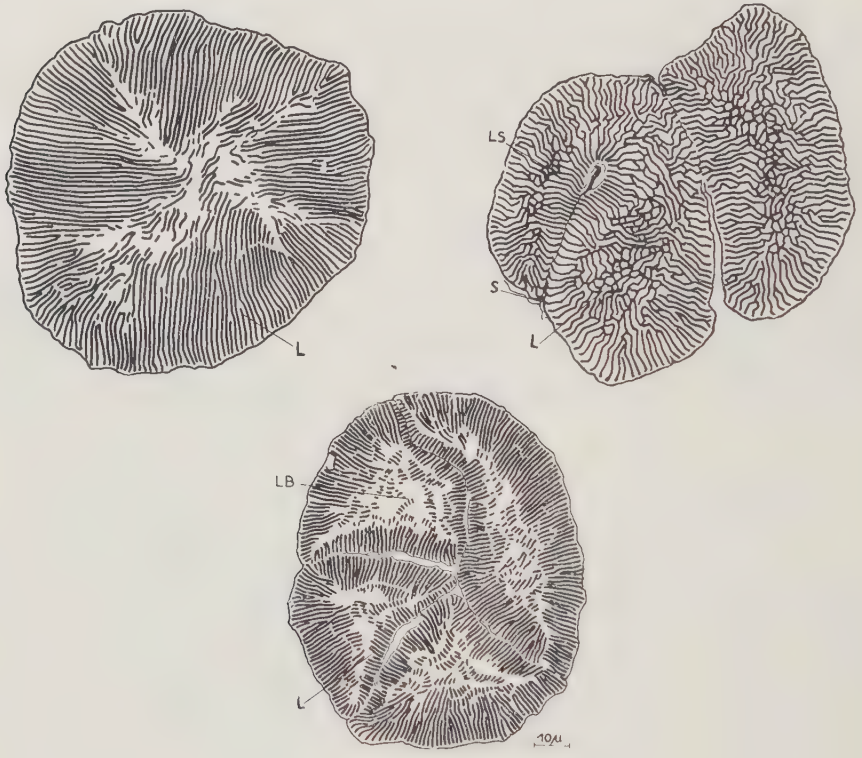

Abb. 9.

Faserteilung

9*a*) Faser (Querschnitt) vor der Teilung:
L: Lamellen durchgehend gleich dick

9*b*) Faser (Querschnitt) in Teilung:
S: Sarkolemm, in die Faser einwachsend
L: Lamellen des peripheren Kranzes, durch das einwachsende Sarkolemm in die Faser hineinverlagert, mit Querspaltungen in der Randzone
LS: gestauchte Lamellen im Faserinnern

9*c*) Ursprungsfaser, in 4 Tochterfasern aufgeteilt
L: Lamellen, entstanden durch Querspaltungen in der Randzone der durch das einwachsende Sarkolemm ins Faserinnere verlagerten Lamellen
LB: Lamellenbündel im Plasmahof, hervorgegangen aus Querteilungen der gestauchten Fibrillenreihen im Faserinnern

von kleinen Lamellen (Länge: 3-5 μ, Abb. 9*b*). Bei der Trennung geht ein Teil davon auf jede neue Faser über. Die verschiedenen Fibrilleneinheiten sind am Dickenwachstum quantitativ sehr unterschiedlich beteiligt. Weitaus am stärksten ist das Dickenwachstum bei dem Lamellenbündel, das direkt aus dem peripheren Fibrillenkranz der Ursprungsfaser übernommen wurde. Zahlreiche Längsspaltungen dieser Lamellen gegen die Peripherie hin erweitern die Fasern an diesen Stellen mächtig und bestimmen zu einem guten Teil ihre adulte Form. Durch die Längsteilungen werden sie nach aussen hin dünner. Alle andern Lamellen sind nur zu viel geringerem Wachstum fähig. Lamellenlängsspaltungen kommen hier im Vergleich zur eben genannten Gruppe selten vor. In der 10-15 mm langen Larve (5.-6. Stadium) verläuft der Teilungsprozess allgemein sehr aktiv, besonders aktiv aber ist er bei den Flugmuskeln zu beobachten. Der Subalarmuskel 169 des Metathorax zum Beispiel weist zu diesem Zeitpunkt erst 24% seiner adulten Faserzahl auf. Um die Imaginalzahl (Mittelwert: 832) zu erreichen, teilen sich alle Fasern mehrmals, sodass vorübergehend Fasern der kleinsten Grössenklasse (0-117 μ^2 Querschnittsfläche) sehr häufig vorkommen. Nach den Teilungen besteht der Muskel aus Faserbündeln. Die 39 bis 46 Bündel des Adultmuskels an seiner Ansatzstelle entsprechen seiner Faserzahl vor dem 5. Stadium. Daraus kann gefolgert werden, dass jedes Bündel aus einer einzigen Faser hervorgeht. Diese Beobachtungen stimmen mit denjenigen von Tiegs (1955) an der mesothorakalen Flugmuskulatur von Blattella germanica überein. Die Aufteilung in Bündel ist bei den Querschnittsbildern der adulten Muskeln 177*c*, 128 und 157 gut zu erkennen. Sie zeigt sich überall dort deutlich, wo die Fasern erst während der späteren Larvenstadien stark wachsen. Wie sich am Beispiel der homonomen Coxa-Senker zeigt, findet der Hauptschub der Faservermehrung nicht bei allen Muskeln der 3 Segmente gleichzeitig mit derselben Intensität statt. Während der Coxa-Senker 178 des 3. Segmentes aus 88% Fasern besteht, weist der gleichalte mesothorakale Senker 136 78% und der prothorakale erst 69% seiner Adultzahl auf. Daraus geht hervor, dass der Spaltungsprozess zuerst im Metathorax und zuletzt im Prothorax einsetzt.

4. EINGRIFFE IN DIE METATHORAKALE INNERVATION BEI LARVEN UND IMAGINES

A) *Postoperative Entwicklungszeit*

Die postoperative Entwicklungszeit nach dem Eingriff im 5. Stadium bis zur Imaginalhäutung betrug bei allen Tieren im Mittel 370 Tage. Verschiedene Tiere benötigten bis zur Adulthäutung mehr als 500 Tage. Die normale Ent-

wicklungszeit von 180 Tagen wurde auch bei kürzester Entwicklung um rund 100 Tage überschritten. Die Tiere, die wegen Nervenregeneration nachoperiert werden mussten, entwickelten sich in der gleichen Zeit zur Imago.

B) *Imaginalstruktur des Coxa-Senkers 178 des Metathorax nach Denervation der Larve*

An 36 männlichen und weiblichen Larven des 5. und 6. Larvenstadiums wurde Nerv 5 im Metathorax auf einer Seite 2 mal durchgetrennt und damit Muskel 178 denerviert. Der Eingriff ist in Kap. 2 beschrieben. Die meisten der larval denervierten Beinmuskeln kontrahierten sich adult auf elektrischen Reiz hin. Die notwendige Reizschwelle war allerdings recht unterschiedlich und überstieg in jedem Fall die Normalwerte. Die Feststellung von ROEDER und WEIANT (1949) am metathorakalen Muskel 162 von *Periplaneta americana*, dass Insektenmuskeln nach Denervation irreversibel unerregbar würden, scheint für die amerikanische Schabe keine Allgemeingültigkeit zu haben. Meine Feststellungen stimmen mit den Beobachtungen von CASE (1956) am Stigmamuskel von Periplaneta überein. BERANEK und NOVOTNY (1958) erzielten ebenfalls spontane elektrische Aktivität bei während längerer Zeit nicht innervierten Beinmuskeln von Periplaneta.

Von 12 Tieren, die sich zur Imago gehäutet hatten, wurden die denervierten Muskeln 178 und deren Gegenmuskeln auf Veränderungen in der Fasergrösse und -zahl und der histologischen Struktur geprüft.

Fasergrösse (Faserquerschnittsfläche):

Zum Zeitpunkt der larvalen Denervation erreichen viele der Fasern von Muskel 178 bereits adulte Grösse. Ihr Mittelwert, errechnet aus 100 Faserquerschnittsflächen, beträgt 344 μ^2 (s $= \pm$ 142 μ^2). Imaginale Fasern nicht operierter Muskeln messen im Mittel 396 μ^2 (s $= \pm$ 162 μ^2). Sie übertreffen die eben genannte Larvalgrösse also nur um 16%. Der entsprechende Wert der denervierten Adultmuskeln der 12 Versuchstiere, ermittelt aus 300 Faserquerschnittsflächen, ist 239 μ^2 (s $= \pm$ 126 μ^2). Bei den Kontrollmuskeln der andern Körperseite misst die mittlere Faserfläche 278 μ^2 (s $= \pm$ 135 μ^2) und liegt somit ebenfalls unter dem Ausgangswert. Die Fasern des Coxa-Senkers 178 verteilen sich bei der Larve im Operationsstadium und bei der nicht operierten Imago auf die Klassen 1 — 5. Die beiden Stadien unterscheiden sich in der prozentualen Besetzung nennenswert nur bei den Klassen 2 und 4.

Bei den denervierten Muskeln und den Kontrollmuskeln der Gegenseite weicht das Faserbild hingegen wesentlich vom adulten Normalbild ab.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178 Larve 5	1	33	45	19	2	0	0
178 adult nicht operiert . .	2	23	46	26	3	0	0
178 ad. oper. Gegenseite .	10	45	36	8	0	0	0
178 ad. denerviert	7	56	31	6	0	0	0

Nach Denervation sind die unteren Klassen bei den Muskeln beider Körperseiten viel stärker besetzt. Bei Berücksichtigung der nur geringen Faservermehrung (Larve 5 — Imago → 12 %) zeigt sich der Muskelabbau auf der Operationsseite um fast 1 Grössenklasse deutlich. Beim Muskel der Gegenseite findet nur Faservermehrung und kein Dickenwachstum statt.

Faserzahl:

Der adulte Coxa-Senker 178 hat im Mittel 870 Fasern (643-1050). Die Faserzahlen der larval denervierten Muskeln stimmen mit den normalen Imaginalwerten überein. Bei den gegenseitigen Muskeln steigt die mittlere Faserzahl auf 916 (659-1127) an. Der obere Extremwert übertrifft die höchste Faserzahl des normalen Adultmuskels um 7 %. Hieraus könnte man auf verstärkte Faserbildung bei den Muskeln der intakten Seite schliessen. Bei gesonderter Betrachtung der 12 Muskeln stellt sich jedoch heraus, dass der 1127 Fasern zählende Muskel nicht nur die höchste Faserzahl, sondern auch die zweitgrösste Faserquerschnittsfläche dieser Gruppe aufweist. Mit 362 μ^2 mittlerer Faserfläche gehört er in die Reihe der nicht operierten Adultmuskeln. Der denervierte Muskel 178 des gleichen Tieres zeigt ebenfalls starkes Dickenwachstum der Fasern. Die postoperative Entwicklungszeit des Tieres beträgt 472 Tage und liegt an der oberen Grenze für diese Versuchsreihe. Die normale Entwicklungszeit von rund 180 Tagen, die ein nicht operiertes Tier des 5. Stadiums bis zu seiner Imaginalhäutung noch braucht, wird hier um mehr als das 1, 5-fache überschritten. Wie es scheint, kann es unter solchen Bedingungen bei einzelnen Muskeln zu einer Mehrbildung von Fasern kommen.

Muskelmasse:

Die Masse von Muskel 178 beträgt im 5. Stadium 77 % des Adultwertes. Als Folge der einseitigen Denervation verliert der Muskel in rund 370 Tagen auf der Operationsseite 16 % an Masse und bleibt auf der Gegenseite im Wachstum stehen.

C) *Denervation von larvalen und imaginalen Muskeln aus dem Innervationsgebiet des Nerven 6 im Metathorax*

Von 25 im 5. Larvenstadium einseitig N6-denervierten Tieren wurden 12 nach ihrer Imaginalhäutung zur Prüfung auf Denervationserscheinungen bei der

Abb. 10.

Faserbündel (5) des adulten Muskels 169 nach Denervation im 5. Larvenstadium

Muskulatur herangezogen. Dafür erschienen mir vor allem der mächtige Subalarmuskel des Hinterflügels 169, ein Ast des dreiteiligen Hauptbeinhebers 181a und der nach Pipa/Cook (1959) eventuell N6- und N3-innervierte Tergopleuralmuskel 157 interessant.

Subalarmuskel des Hinterflügels 169:

Muskel 169 gehört zu den Muskeln, deren Hauptwachstum auf die späteren Larvenstadien fällt. Bei der Denervation weist er erst 24% der adulten Faserzahl

und 37% der imaginalen Fasergrösse auf. An seinem Querschnittsbild ist die einzelne Faser an vielen Stellen schwer abzugrenzen, weil die Faservermehrung in Form von Faserteilungen in diesem Stadium besonders aktiv verläuft.

Faserzahl und -grösse:

In der Faserzahl erreichen die Muskeln beider Körperseiten Normalwerte (832, 652-1056, auf der Operationsseite und 813, 624-1075, auf der Kontrollseite). Bündelzahl und -stärke entsprechen ebenfalls auf beiden Seiten dem nicht operierten Imaginalmuskel (Abb. 11).

Das Dickenwachstum wird durch die Operation jedoch stark beeinträchtigt, wie aus den folgenden Faserbildern ersichtlich ist.

Bei den denervierten Muskelfasern ist bei einer postoperativen Entwicklungszeit von rund 370 Tagen keine Massenvermehrung feststellbar (80% der Fasern in der kleinsten Klasse !) Auf der Gegenseite ist die 2. Klasse mit 51% am stärksten besetzt; hier hat also nach der Teilung ein beschränktes Dickenwachstum eingesetzt.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169 Larve 5	3	32	43	16	6	0	0
169 adult nicht operiert . .	0	0	8	21	37	28	6
169 ad. oper. Gegenseite .	43	51	6	0	0	0	0
169 ad. denerviert	80	19	1	0	0	0	0

Einseitige Entfernung des Nerven 6 bei 6 Imagines:

Bei 6 normal entwickelten männlichen Adulttieren wurde 5 Tage nach ihrer Imaginalhäutung Nerv 6 einseitig ausgeschaltet. Nach 180-196 Tagen wurden die Tiere fixiert und der direkte Flugmuskel 169 von Operations- und Gegenseite auf Denervationserscheinungen untersucht.

Faserzahl:

Die Faserzahl verbleibt überall im normalen, adulten Schwankungsbereich. Auf der Operationsseite beträgt sie 844 (743-989), auf der Gegenseite 861 (628-1043).

Fasergrösse (Querschnittsfläche):

Durch Einordnung der Fasern in die Grössenklassen zeigt sich, dass sowohl die Fasern der denervierten Muskeln als auch diejenigen der Kontrollmuskeln

während der rund 190 Tage stark an Masse verlieren (67% auf der Operationsseite; 53% auf der Gegenseite). Beiden Körperseiten fehlen die dicken Fasern der Klassen 6 und 7. Auf der Denervationsseite wird Muskel 169 um mehr als 2 Grössenklassen abgebaut.

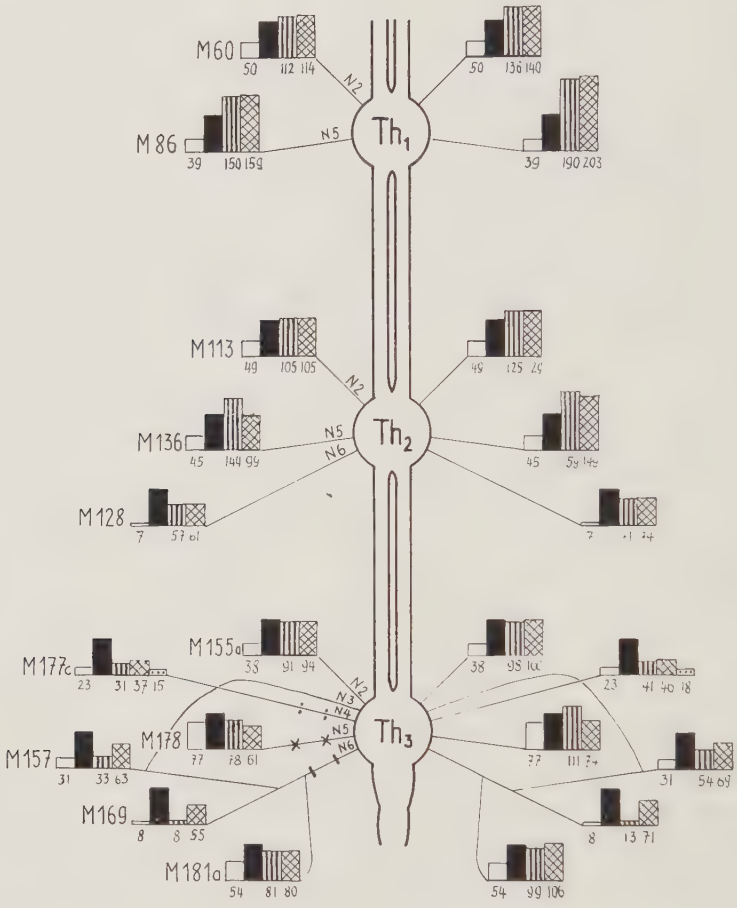

Abb. 11.

Aus H. Nüesch und Th. Teutsch, *Rev. suisse Zool. 75*, nº 33, 1968
Grösse der Muskeln in Prozent des Imaginalwertes nach Operation an N4, N5 oder N6 auf der linken Metathoraxseite.
Offenes Rechteck: Grösse im Larvenstadium 5,
schwarzes Recteck: Adultwert (= 100%)
senkrecht gestrichen: Grösse nach Durchtrennen von N6 (//)
schräg gekreuzt: Grösse nach Durchtrennen von N5 (× ×)
punktiert: Grösse nach Durchtrennen von N4 (: : , nur M 177*c*)

Blöcke der homonomen Muskeln der 3 Segmente in gleicher Stellung zum Ganglion.
Th_1, Th_2, Th_3 Ganglion des Pro-, Meso-, Metathorax;
N2-N6 Nerven der Ganglien

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169 adult, nicht operiert . .	0	0	8	21	37	28	6
169 ad. oper., Gegenseite .	0	14	44	36	6	0	0
169 ad. denerviert	2	33	50	14	1	0	0

Der Vergleich der prozentualen Besetzung der verschiedenen Faserklassen bei den Muskeln der Operationsseite und deren Gegenseite ergibt, dass der Reduktionsprozess bei den gegenseitigen Muskelfasern langsamer verläuft.

Tergopleuralmuskel 157:

Der breite Muskel, der nach Pipa/Cook (1959) möglicherweise von zwei metathorakalen Nerven (6A/3A) innerviert wird, gleicht im Wachstum den direkten Flugmuskeln. Bei der Denervation im 5. Stadium beträgt seine Muskelmasse (Querschnittsfläche) erst 31% des Imaginalwertes. In der Faserzahl verzeichnet er zwar schon 67% der Adultzahl, in der Faserfläche aber erst 46%.

Die Durchtrennung des Nerven 6 im 5. Stadium beeinträchtigt die Faservermehrung nicht, lässt aber beim Imaginalmuskel der Operationsseite ein Faserbild entstehen, das dem des denervierten Subalarmuskels 169 ähnlich ist. 63% der Fasern gehören zur Klasse 1 (80% bei 169).

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
157 Larve 5	36	48	16	0	0	0	0
157 adult, nicht operiert . .	2	19	59	17	3	0	0
157 ad. oper. Gegenseite . .	20	56	23	1	0	0	0
157 ad. denerviert	63	34	3	0	0	0	

Trotz der 50-prozentigen Faservermehrung während der Larvenstadien 5-10 tritt die Wachstumshemmung auf der Operationsseite damit deutlich in Erscheinung. Die Masse der denervierten Muskeln vermehrt sich in rund 370 postoperativen Entwicklungstagen kaum (2%). Auf der Gegenseite ist die 2. Klasse am stärksten besetzt (56%). Hier hat also Dickenwachstum stattgefunden. Aus der Grösse der denervierten Muskeln ist zu schliessen, dass die Verbindung der Nerven 3 und 6 proximal vom Muskel, wie sie Pipa/Cook (1959) feststellten, nicht zu einer eigentlichen Doppelinnervation von 157 führt, sondern dass er nur N6-Fasern erhält.

Beim Vergleich der Faserbilder der operierten Muskeln 157 und 169 lässt sich aufgrund der wesentlich zahlreicheren Bildung von Fasern der Grössenklasse 3 bei den gegenseitigen Muskeln 157 erkennen, dass Muskel 157 im Wachstum um rund 20% weniger geschädigt ist als 169. Das Gleiche gilt auch für die Operationsseite. Das Faserwachstum ist bei den denervierten Muskeln 157 um 17% grösser. Bei der Denervation der Larve besteht Muskel 157 aus wesentlich mehr und dickeren Fasern als Muskel 169 (Faserzahl: 67% des Adultwertes bei 157 gegenüber 24% bei 169).

Beinheber 181a:

Einseitige Entfernung des Nerven 6 im 5. Stadium wirkt sich auch hier hemmend auf das Muskelwachstum aus. Die larvale Muskelmasse (54% des Imaginalwertes) vermehrt sich bei den nicht innervierten Muskeln um 27% und bei den gegenseitigen Muskeln um 45%.

D) *Denervation des Beinflugmuskels 177c*

In der Faserzahl und der Faserdicke entspricht Muskel 177*c* bei der Denervation im 5. Stadium weitgehend Muskel 178. Entfernung des Nerven 4 blockiert das Faserwachstum, das beim innervierten Muskel während der späteren Larvenstadien besonders aktiv verläuft, vollständig. Die Muskelmasse des denervierten Muskels ist gegenüber der des Larvalmuskels des 5. Stadiums um 8% verringert. Die Muskeln der Gegenseite verlieren ebenfalls an Masse (5%). Muskel 177*c*, der adult als Bein- und Flugmuskel wirkt, reagiert also auf Denervation gleich wie der reine Beinmuskel 178.

E) *Reaktion verschiedener metathorakaler Muskeln auf den Eingriff in benachbarte und weiter entfernt liegende Innervationsfelder*

Einseitige Durchtrennung eines Nerven bei der Larve des 5. Stadiums wirkte sich beim adulten Versuchstier nicht nur schädigend auf das Wachstum der Muskeln des zugehörigen Innervationsbereiches aus, sondern machte sich auch bei Muskeln unmittelbar benachbarter Innervationsfelder bemerkbar. Die Austrittstellen der Nerven 4, 5 und 6 befinden sich direkt nebeneinander am Hinterende des metathorakalen Ganglions.

Der N5-innervierte Muskel 178 bleibt nach Entfernung des Nerven 6 bei der Larve auf der Operationsseite im Wachstum stehen (78% des Adultwertes gegen 77% im Operationsstadium). Auf der Körpergegenseite vergrössert sich der gleiche Muskel auf 111% des Normalwertes. Die Faserzahl der Muskeln beider Seiten verbleibt innerhalb des normalen Adultbereiches.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178 Larve 5	1	33	45	19	2	0	0
178 adult nicht operiert . .	2	23	46	26	3	0	0
178 ad. oper. Gegenseite N6.	0	9	51	37	3	0	0
178 ad. Operationsseite N6 .	5	35	50	8	2	0	0

Der Imaginalmuskel 178 besteht nach N6-Schnitt auf der Operationsseite aus Fasern, die durch ihre zahlenmässige Zugehörigkeit zu den Klassen 1-5 eher einen schwächlich entwickelten Muskel des 5. Stadiums darstellen. Im Gegensatz zur N5-Denervation wird er hier jedoch nicht abgebaut. Die Reduktion der Fasern der Klasse 4 von 19 % auf 8 % auf der Operationsseite wird bedingt durch Faserspaltungen während des 5. bis 10. Larvenstadiums. Wie schon erwähnt, wird in den späteren Larvenstadien die adulte Faserzahl durch Teilung einzelner grosser Fasern erreicht. Muskel 178 bildet während dieser Zeit noch 12 % seiner Fasern.

Am Faserbild der gegenseitigen Muskeln fällt vor allem die hohe Besetzung der 4. Stufe auf (37 %). Die wesentlich verlängerte postoperative Entwicklungszeit führt zu einer 11-prozentigen Mehrbildung dieser dicken Fasern im Vergleich zum normalen Imaginalmuskel 178. Klasse 5, die beim nicht operierten, imaginalen Coxa-Senker nur Einzelwerte enthält, ist ebenfalls spärlich besetzt. Die Mehrzahl der Fasern gehört auch in diesem Fall zur Grössenstufe 3 (51 %) wie beim Muskel der Operationsseite nach N6-Schnitt, dem normalen Adultmuskel und dem Larvalmuskel des Operationsstadiums.

Ausbreitung der retrograden Schädigung im Ganglion:

Die N6-Entfernung bei der Larve wirkt sich auf die Masse des adulten Coxa-Senkers 178 (N5-inn.) der Operationsseite ähnlich aus wie der N5-Schnitt auf die gegenseitigen Muskeln 178 (78 % des Imaginalwertes bei der N6-Operation und 74 % bei N5-Denervation gegenüber 77 % im Operationsstadium). Der N5-Schnitt führt bei Muskel 178 zu 16 % Massenschwund auf der Operationsseite. Durch die Nervendurchtrennung scheint aber auch das Ganglion und insbesondere die motorischen Neurone, die die gegenseitigen Muskeln 178 innervieren, in Mitleidenschaft gezogen zu werden, da sich die larvale Masse der Gegenmuskeln nicht vermehrt. Die motorischen Nervenzellen der gegenseitigen Innervation von Muskel 178 bei N5-Schnitt müssen ähnlich geschädigt sein wie die der Operationsseite bei N6-Durchtrennung, denn auch diese Muskeln bleiben im Wachstum stehen. Deutlich anders scheinen sich die motorischen Neurone der gegen-

seitigen Innervation nach N6-Ausschaltung zu verhalten. Die durch sie innervierten Muskeln vergrössern sich nämlich auf 111% des normalen Adultmasses.

Schädigungsgrad des Muskelwachstums:

Die grösste Schädigung erfährt das Muskelwachstum bei direkter Denervation eines Muskels (Schädigungsgrad 1). Im 2. Grade wachstumsgeschädigt sind der gegenseitige Muskel bei direkter Denervation sowie der gleiche Muskel auf der Operationsseite beim Eingriff in ein unmittelbar angrenzendes Innervationsfeld zu bezeichnen. Als drittrangig beeinflusst könnte derselbe gegenseitige Muskel bei Durchtrennung eines benachbarten Nerven gelten.

Muskel 169: Der N6-innervierte Flugmuskel 169 ist adult nach Entfernung des Nerven 5 im 5. Stadium in seiner Muskelmasse auf der Operationsseite um 45% und auf der Gegenseite um 29% geschädigt. Die Faserzahl ist normal, das Faserdickenwachstum hingegen beidseitig gehemmt. Bei den Faserbildern der Muskeln beider Körperseiten hat die Zahl der grossen Fasern der 5. und 6. Stufe wesentlich abgenommen.

Muskel 177c: Der Beinflugmuskel 177*c* (N4-inn.) wurde nach N5- und N6-Schnitt gemessen. Aus beiden Experimenten ging ein auf Operations- und Gegenseite schwer geschädigter Muskel hervor. Die Masse des larvalen Muskels des 5. Stadiums, die sich aus nahezu imaginaler Faserzahl und, verglichen mit dem Adultmuskel, dünnen Fasern zusammensetzt, beträgt 23% des Imaginalwertes. Einseitige Entfernung des Nerven 5 oder 6 führt bei den Muskeln der Operationsseite zu einer geringfügigen Massenvermehrung (14% nach N5-Schnitt, 8% bei N6-Schnitt). Das Wachstum der gegenseitigen Muskeln ist in beiden Fällen nur wenig stärker. Die Faserzahl entspricht überall normalen Adultwerten. Die Wachstumshemmung geht aus den Faserbildern deutlich hervor. Während der nicht operierte Imaginalmuskel 177*c* 65% seiner Fasern auf die Klassen 6 und 7 vereinigt, wird hier die Grössenklasse 6 nur von den gegenseitigen Muskeln mit Einzelwerten erreicht. Die Mehrzahl der Fasern findet sich in den Klassen 3 und 4. Die Fasern der Muskeln der Operationsseite besetzen im wesentlichen die Klassen 2-4 und weisen somit Merkmale der halberwachsenen Larve auf.

Muskel 155a: Gehören die bisher besprochenen Muskeln den unmittelbar benachbarten Innervationsbereichen 4, 5 und 6 am Hinterende des metathorakalen Ganglions an, so liegt der Dorsolateralmuskel 155*a* im Innervationsfeld 2 entgegengesetzt am Vorderende. Ausschaltung des Nerven 5 oder 6 im 5. Larvenstadium ergibt für Muskel 155*a* eine durchschnittlich auf 370 Tage verlängerte Entwicklungszeit. In dieser Zeit erlangt der Muskel 94% seiner Imaginalmasse nach N5-Schnitt und 91% nach N6-Schnitt auf der Operationsseite und in beiden Fällen normale Adultwerte auf der Gegenseite. Bei der Durchtrennung der Nerven 5 und 6 bestand er aus 38% der Adultmasse.

F) *Verhalten verschiedener Muskeln von Pro- und Mesothorax auf Denervationen im Metathorax*

Nachdem sich die Denervationen im Metathorax nicht nur auf die Muskulatur des Innervationsfeldes der durchschnittenen Nerven auswirkten, sondern auf die Muskeln selbst weiter entfernt liegender Innervationsgebiete übergriffen, war es interessant, das Verhalten der Muskeln der vorderen Segmente zu untersuchen. Gewählt wurden dazu verschiedene zu den im Metathorax gemessenen homonome Muskeln.

Die homonomen Coxa-Senker 136 und 76 der beiden vorderen Segmente:

Bei der Larve des 5. Stadiums beträgt die Masse von Muskel 136 des Mesothorax und von Muskel 86 des Prothorax weniger als 50% des Adultwertes (77% bei Muskel 178 des Metathorax). Die Grösse der Faserzahl (78% bei 136, 69% bei 86) lässt erkennen, dass bei beiden Muskeln die Faservermehrung schon weiter fortgeschritten ist. Während der nächsten Larvenstadien wachsen die Fasern hauptsächlich in die Dicke. Ausschaltung des Nerven 5 oder 6 im Metathorax beeinflusst das künftige Wachstum beider Muskeln auf der Operations- und der Gegenseite. Der N5-innervierte Muskel 136 des Mesothorax erreicht nach N5-Entfernung adulte Normalwerte auf der Operationsseite und vergrössert sich auf der Gegenseite auf 149%. N6-Schnitt führt bei 136 auf der Operationsseite zu einem Muskel von 144% und auf der Gegenseite von 159% adulter Gesamtmasse. Der Coxa-Senker 86 des Prothorax übertrifft im Falle des N5-Schnittes den normalen Adultmuskel um 59% auf der Operationsseite (50% nach N6-Schnitt). Die gegenseitigen Muskeln weisen im N6-Versuch mit 190% nahezu und im N5-Versuch mit 203% gut die doppelte Masse eines normalen Imaginalmuskels auf.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
136 Larve 5	23	64	13	0	0	0	0
136 adult nicht operiert . .	0	39	49	12	0	0	0
136 ad. oper. Gegenseite N5.	1	15	47	29	8	0	0
136 ad. Operationsseite N5 .	2	39	50	9	0	0	0
136 ad. oper. Gegenseite N6.	0	14	41	34	11	0	0
136 ad. Operationsseite N6 .	0	13	49	31	7	0	0

Die Faserzahl der Muskeln 136 und 86 kann als normal bezeichnet werden. Verstärkte Faserbildung ist nirgends mit Sicherheit zu belegen. Das normale Adultwerte übertreffende Wachstum der Muskeln beruht demnach auf dem Dickenwachstum der einzelnen Fasern, was aus den entsprechenden Faserbildern

klar hervorgeht. Der normale Imaginalmuskel 136 besteht aus Fasern der Stufen 2-4, wobei 49% zur Stufe 3 zählen. Im N5-Versuch wird jedoch von den Fasern die Grössenstufe 5 auf der Gegenseite und im N6-Versuch auf beiden Körperseiten erreicht.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die gegenseitigen mesothorakalen Muskeln 136 beider Versuchsreihen ein ähnliches Faserbild wie der Coxa-Senker 178 aufweisen und damit zu Muskeln mit Fasergrössen herangewachsen sind, wie sie im Metathorax häufig vorkommen. Das gleiche gilt für die Muskeln der Operationsseite nach N6-Schnitt. An den Muskeln 86 beider Körperseiten zeigt sich diese Entwicklung noch verstärkt.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
86 Larve 5	32	63	5	0	0	0	0
86 adult nicht operiert . . .	3	47	47	3	0	0	0
86 ad. oper. Gegenseite N5 .	0	4	31	46	19	0	0
86 ad. Operationsseite N5 .	0	11	48	36	5	0	0
86 ad. oper. Gegenseite N6 .	0	6	34	52	8	0	0
86 ad. Operationsseite N6 .	0	13	56	29	2	0	0

Die homonomen dorsolateralen Flugmuskeln 113 und 60 der vorderen Thoraxsegmente:

Die N2-innervierten Muskeln 113 und 60 des Meso- und Prothorax reagieren ebenfalls auf Entfernung eines bestimmten Nerven im Metathorax der Larve des 5. Stadiums. Die gegenseitigen Muskeln 113 vergrössern sich nach N5-Schnitt auf 129% und nach N6-Durchtrennung auf 125% des Adultwertes. Die Faserzahl ist beide Male normal, das Dickenwachstum hingegen verstärkt. Gleich wie bei den Coxa-Senkern kommt es hier zur Bildung von Fasern der Stufe 5. Die Muskeln der Operationsseite übertreffen in beiden Fällen die normalen Imaginalwerte nur wenig (5%). Auf der Gegenseite wachsen die Muskeln 60 nach metathorakaler N5-Ausschaltung auf 140% und nach N6-Schnitt auf 136% adulter Normalwerte. In der Fasergrösse erreichen sie ebenfalls die 5. Stufe und im Faserbild eine sehr ähnliche Verteilung wie bei Muskel 155*a*. Die Muskeln der Operationsseite sind im N5-Versuch um 14% und im N6-Versuch um 12% grösser als normale Imaginalmuskeln.

Subalarmuskel 128 des Mesothorax:

Entfernung des Nerven 5 im Metathorax wirkt als Wachstumsverzögerung auf den N6-innervierten Subalarmuskel 169. Auf der Operationsseite erreicht

er 55% seiner Imaginalmasse und auf der Gegenseite 71%. Gleiches Verhalten zeigt auf diesen Eingriff sowie auf Durchtrennung von N6 der gleichnamige Muskel des Mesothorax 128, der bei der metathorakalen Operation wie Muskel 169 erst aus einem kleinen Teil seiner Adultmasse (7%) besteht. Für ihn gelten, was Faserzahl und -dickenwachstum betrifft, die Massstäbe von Muskel 169. Denervationen im 3. Segment lassen den mesothorakalen Muskel 128 verlangsamt wachsen. Die imaginalen Muskeln bestehen nach N5-Schnitt auf der Operationsseite aus 61% und auf der Gegenseite aus 74% des Adultmasses. Im N6-Experiment ist das Wachstum auf beiden Seiten ähnlich beschränkt. Die Faserzahl ist überall normal. Am Faserbild hingegen ist die Wachstumshemmung erkennbar. Auf der Operations- sowie auf der Gegenseite fehlen die dicken Fasern der 6. Klasse. Fasern der Klasse 5 erreichen nur noch die gegenseitigen Muskeln in geringer Zahl.

Stadium	%-Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
128 Larve 5	75	24	1	0	0	0	0
128 adult nicht operiert . .	0	9	36	44	8	3	0
128 ad. oper. Gegenseite N5.	3	30	37	27	3	0	0
128 ad. Operationsseite N5 .	5	36	45	14	0	0	0
128 ad. oper. Gegenseite N6.	0	27	48	31	4	0	0
128 ad. Operationsseite N6 .	4	46	40	10	0	0	0

G) *Histologische Angaben über die durch Denervation geschädigten Bein- und Flugmuskeln*

Am histologischen Querschnittsbild der Fasern denervierter Muskeln lassen sich keine Abweichungen vom Normalbild feststellen. Die adulten Fasern der geschädigten Muskeln weisen die Merkmale einer ihrer Grösse entsprechenden Normalfaser auf.

Im Faserlängsschnitt ergibt sich bei den operierten Muskeln eine im Vergleich zum Normalmuskel veränderte Kernzahl. Bei Muskel 178 verringert sich die Gesamtkernzahl pro durchlaufende Faser um 26% auf der Operationsseite und um 24% auf der Gegenseite. Die Länge der Kerne scheint unverändert und beträgt für nicht operierte wie auch für operierte Adultmuskeln 26 μ (17-30 μ). Bei den Fasern von 177*c* und 169 vergrössert sich die Kernzahl auf beiden Körperseiten, wobei sich Kernform und -länge häufig stark vom Normalbild unterscheiden. An Stelle der langgestreckten finden sich vielfach ovale und kugelförmige Kerne, wovon insbesondere bei 169 oft 3 in kurzen Abständen (→ 30 μ) hintereinander folgen. Auf 100 μ Faserlänge zeigt Muskel 169 auf der Operationsseite 6,9 und auf

der Gegenseite 4,4 Kerne gegenüber 3,7 im Normalfall. Bei Muskel 177*c* sind es bei gleicher Masseinheit 5,5 und 4,6 Kerne im Gegensatz zu 3,8 beim nicht operierten Adultmuskel.

5. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

A) *Bau und Entwicklung der Muskeln*

Alle untersuchten Muskeln entsprechen dem von Tiegs (1954) für *Blattella germanica* beschriebenen Tubulärmuskel. Die Muskeln sind von sehr verschiedener Masse und unterscheiden sich stark in Faserzahl und -dicke (Faserquerschnittsfläche). An homonomen Muskeln lässt sich vom Prothorax zum Metathorax eine Zunahme von Faserzahl und -dicke feststellen. Die Muskeln grösster Masse finden sich im 3. Segment (169, 177*c*). Die Beinmuskeln und die dorsolateralen Muskeln bestehen, ob aus dem 3. oder dem 1. Segment stammend, aus nahezu 50% Fasern der Grössenklasse 3. Muskel 169 und 177*c* hingegen vereinigen die meisten ihrer Fasern auf die Stufen 5 und 6. Ihre Fasern sind also generell dicker als zum Beispiel die des Coxa-Senkers 178. Der Aufbau der Muskeln bleibt aber insofern der gleiche, als dass hier und dort die aufeinanderfolgende Fünfstufigkeit der Fasergrössen gewahrt bleibt. Muskel 169 zum Beispiel entspricht in der prozentualen Verteilung nahezu Muskel 178, aber um 2 Klassen nach oben verschoben. Die Faserzahl ($\sim$ 800) von 169 und 177*c* wird auch von andern Muskeln erreicht (128, 178, 136).

Von Edwards (1954*b*) und Tiegs (1955) wird mehrmals auf die Gleichheit der Struktur der Thoraxmuskulatur bei der amerikanischen Schabe hingewiesen, was durch meine Untersuchungen bestätigt wird. In der larvalen Entwicklung sind die Beinmuskeln und direkten Flugmuskeln zeitlich voneinander jedoch ziemlich verschieden. *Periplaneta* bewegt sich hauptsächlich schnell laufend fort. Die männlichen Tiere können fliegen, tun dies aber äusserst selten. Entsprechend werden schon in der ganz jungen Larve eine grosse Zahl von Beinmuskeln herangebildet, die in der halbwüchsigen Larve zum Teil nahezu Adultwerte erreichen. Die direkten Flugmuskeln dagegen wachsen hauptsächlich während der älteren Larvenstadien. Muskel 169 des Metathorax und Muskel 128 des Mesothorax sind darin dem von Tiegs (1955) für *Blattella germanica* beschriebenen Tergosternalmuskel ähnlich. Eine Zwischenstellung nimmt der als Beinsenker und adult als Flügelpronator-Extensor wirkende Muskel 177*c* ein. Parallel zu der Hauptbildungszeit der Beinmuskeln entwickelt er sich als Beinmuskel. Im 5. Larvenstadium weist er in der Faserzahl und -dicke die Merkmale eines reinen Beinmuskels auf. Im Gegensatz zu den Beinmuskeln läuft aber sein Wachstum nun nicht langsam aus, sondern verstärkt sich noch während der späteren Stadien wie bei Muskel 169.

Die Fasern vermehren sich bei allen Muskeln durch Längsspaltung. Dieser Prozess ist besonders aktiv während der Larvenstadien 4, 5 und 6. Er beginnt bei den Beinmuskeln früher als bei den Flugmuskeln. Rund fünf Sechstel der adulten Faserzahl wird von allen Muskeln während dieser Zeit gebildet. Die Fähigkeit, Fasern abzuspalten, erhält sich aber auch für die späteren Larvenstadien. Die teilungsbereite Faser fällt im Querschnitt durch ihre runde Form auf und ist bei allen Muskeln etwa gleich gross (650 -1340 μ^2). Auch der Imaginalmuskel enthält noch zur Teilung ansetzende Fasern.

B) *Denervation und Wachstum*

Die Arbeiten von Kopeč (1923), Williams und Schneidermann (1952), Nüesch (1952) und Basler (1969) beweisen an Lepidopteren (Holometabolen) die Abhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem während der Entwicklung. Die Experimente dieser Autoren sind Eingriffe in die Innervation der Puppe. Sie tangieren dadurch Gewebe, das sich noch vor der Differenzierung oder in Wachstum und Differenzierung befindet. Bei den Hemimetabolen entstehen die Muskeln während der Embryonalentwicklung aus Myoblasten. Haben sie in der jungen Larve ihre Funktion z.B. als Beinmuskel aufgenommen, unterbrechen sie diese nie mehr. Sie vergrössern sich aber noch wesentlich durch Bildung neuer Fibrillen und Fasern. Operative Eingriffe treffen hier also immer auf Funktionsgewebe. Zweck dieser Arbeit war es, eine möglichst lange nervenfreie Entwicklungszeit für die Thoraxmuskulatur von Periplaneta zu erreichen. Trotz der ansehnlichen Grösse der Schabe war der Eingriff in die metathorakale Innervation erst im 5. und 6. der 10 Larvenstadien gut möglich. Von der Operation bis zur Imaginalhäutung verbleiben für ein nicht operiertes Tier rund 180 Tage. Diese Normalfrist wird von allen operierten Tieren wesentlich überschritten (Mittelwert: 370 Tage, 241-556). Bei allen Arbeiten anderer Autoren, die sich mit der Bedeutung des Nervensystems für die Muskulatur bei *Periplaneta* und damit bei Hemimetabolen befassen, liegt eine wesentlich kürzere innervationsfreie Beobachtungszeit der Muskulatur vor. Als Versuchstiere verwenden diese Autoren entweder Imagines oder die letzten drei Larvenstadien (Roeder und Weiant, 1949; Bodenstein, 1955/57; Beranek und Novotny, 1958; Guthrie, 1962; Penzlin, 1963/64). Die längste Beobachtungszeit (100 Tage) findet sich bei Bodenstein (1957). Dass keine dieser Arbeiten ein befriedigendes Ergebnis in bezug auf die Abhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem bringt, liegt wahrscheinlich mit an der zu kurzen Versuchsdauer. Für Bodenstein (1959) bleibt die Frage nach der Notwendigkeit der Nervenversorgung für in der Entwicklung begriffene Muskeln von Hemimetabolen offen. Penzlin (1964) stellt bei seinen Versuchen eine langsamere Regeneration der Beine von *Periplaneta* ohne Innervation fest. Guthrie (1962) ist derselben Auffassung. Wigglesworth (1956) sieht in der

Innervation nur einen der Faktoren, die bei Insektenmuskeln mit hemimetaboler Entwicklung für deren Wachstum und Erhaltung wichtig sind.

Bei allen von mir operierten Larven und Imagines ergibt sich eine Abhängigkeit der Muskulatur von der Innervation, denn das Muskelwachstum erweist sich als schwer gehemmt. Im Gegensatz zu den bei Schmetterlingen festgestellten Verhältnissen (NÜESCH, 1957) tritt die Schädigung nicht nur beim denervierten Muskel zutage, sondern zeigt sich bisweilen in fast gleichem Ausmass auch beim gegenseitigen Muskel. Bei den erhaltenen Ergebnissen kann es sich nicht um reine Operationsschäden durch Verletzung der Chitinhülle handeln. Nach Robinson (1938) sollen zwar grössere operative Eingriffe den Stoffwechsel und Wasserhaushalt bei Insekten empfindlich stören und Schockbilder hervorbringen, wie sie von den Wirbeltieren bekannt sind. Die Untersuchungen von BEAMENT (1958) an *Periplaneta* bestätigen dies. Danach können durch überstarke Erregung des Nervensystems im Blute der Schabe paralysierende Stoffe freigesetzt werden, die zum Tod des Tieres führen können. ERMIN (1939) hat mehrfach Chitinschnitte in Larven und Imagines durchgeführt. Seine Versuche zeigen jedoch, dass eine derartige Wunde innerhalb von 30 Tagen voll verheilt ist. Er beobachtete bei seinen Larven ebenfalls die Bildung eines Wundpfropfens aus melanisierten bzw. degenerierten Lymphozyten, der aber nach 30 Tagen verschwand. Bei meinen Tieren hingegen war die so beschaffene Narbe bis zu ihrer Fixierung nach der Imaginalhäutung sichtbar.

Das Ausmass der Abhängigkeit vom Nervensystem ist bei den 11 von mir untersuchten Muskeln recht verschieden. Erfolgte der Eingriff zu einer Zeit der intensiven Neubildung von Fasern (Muskel 169/128), trat diese Abhängigkeit in Form einer starken Wachstumshemmung sehr deutlich in Erscheinung. Die frisch gebildeten Tochterfasern haben eine kleine Masse und scheinen der nervösen Wachstumsstimulation ganz besonders zu bedürfen. Fasern mittlerer Masse, wie sie dem Entwicklungszustand von Muskel 181*a* im 5. Stadium entsprechen, scheinen durch Denervation bedeutend weniger beeinträchtigt zu werden. Nach N6-Schnitt vermehrt sich die larvale Muskelmasse (54% des Adultwertes) um 27% auf der Operationsseite und um 45% auf der Gegenseite. Dieses Verhalten bildet eine Parallele zu den Feststellungen von NÜESCH (1957) und BASLER (1969), die bei der Entwicklung der Muskulatur von Schmetterlingen fanden, dass diese mit zunehmendem Entwicklungsalter immer nervenunabhängiger wird.

Nach meinen Beobachtungen sind bei *Periplaneta* nicht nur die Fasern mit kleiner Masse, wie sie bei der Spaltung in der halberwachsenen Larve häufig sind, besonders von der Innervation abhängig, sondern auch die des adulten Muskels, der wahrscheinlich auf die trophische Versorgung des Nerven zu seiner Erhaltung angewiesen ist. Das Verhalten von 3 der 11 untersuchten Muskeln weist in dieser Richtung (178, 177*c* und 169 adult). Denervation führt bei diesen Muskeln zu Degeneration.

Die einseitige Durchtrennung von Nerven scheint zu einer retrograden Schädigung im metathorakalen Ganglion zu führen, die auch andere motorische Nervenzellen tangiert. Der N5-innervierte Muskel 178 der intakten Seite bleibt zum Beispiel nach N5-Schnitt im 5. Stadium im Wachstum stehen. Bei 169 werden durch einseitige Denervation die Muskeln beider Körperseiten fast gleichermassen geschädigt. Doch auch die Muskeln benachbarter und weiter entfernt liegender Innervationsfelder im Metathorax reagieren auf die Operationen. Wird Nerv 6 durchschnitten, so vermehrt zum Beispiel Muskel 178 der Operationsseite seine Masse nicht weiter. Der gleiche Muskel vergrössert sich aber auf der Gegenseite auf 111 % des Adultwertes. Daraus geht hervor, dass die motorischen Nervenzellen im metathorakalen Ganglion in verschiedenem Masse geschädigt werden. Die motorischen Nervenzellen, die die gegenseitigen Muskeln innervieren, scheinen etwa gleich stark beeinflusst zu werden wie die der intakten Nerven der Operationsseite. Die Schädigung des Ganglions scheint aber nicht über die ganze postoperative Entwicklungszeit anzuhalten, zumindest nicht bei weiter vom Operationsort entfernt liegenden Neuronen der gegenseitigen Innervation (Wachstum des gegenseitigen Muskels 178 auf 111 % nach N6-Schnitt).

Der störende Einfluss dehnt sich auch auf die motorischen Nervenzellen der beiden vorderen Ganglien aus. Feststellbar ist dies beispielsweise an den homonomen Muskelpaaren des Prothorax, bei denen sich die Entwicklungsleistung von Operations- und Gegenseite unterscheidet. Möglicherweise wird durch die Denervationen im metathorakalen Ganglion ein die nervöse Versorgung blockierender Stoff freigesetzt, der auf der Operationsseite im ganzen Thorax länger oder stärker wirkt. Im Metathorax weichen nämlich der denervierte Muskel und sein Gegenmuskel im Schädigungsgrad nie weit voneinander ab (61 % auf der Operationsseite gegenüber 74 % auf der Gegenseite statt 100 % bei Muskel 178). Dagegen liegt beim entsprechenden prothorakalen Paar eine grosse Spanne zwischen den beiden Körperseiten (159 % auf der Operationsseite gegen 203 % auf der Gegenseite bei Muskel 86). Die mesothorakalen Muskelpaare verhalten sich ähnlich wie die prothorakalen.

Der Operationsort im Metathorax scheint auch die Entwicklungsleistung der Muskeln der vorderen Segmente stark zu beeinflussen. Der N5-innervierte Muskel 86 des Prothorax wächst nach N5-Schnitt in 370 Tagen auf 203 % des Normalmasses auf der Gegenseite und auf rund 1,5-fache Grösse auf der Operationsseite. Nach Durchtrennung des Nerven 6, der wie schon erwähnt direkt neben Nerv 5 hinten aus dem Ganglion austritt, entstehen beim gleichen Muskel auf beiden Körperseiten ähnliche Werte. Interessanterweise ist die Entwicklungsleistung von Muskel 86 trotz kleinerem Ausgangswert auf beiden Körperseiten wesentlich grösser als von Muskel 60 des 1. Segmentes, der zum nie direkt durch Operationen tangierten Innervationsbereich 2 gehört (114 % auf der Operationsseite und 140 % auf der Gegenseite nach N5-Schnitt).

Das Wachstum von Muskel 86 könnte auch als unbeeinflusst angesehen werden, indem sich auf der Operationsseite bei 2-facher Entwicklungszeit das Dickenwachstum verdoppelt hat (61 % Entwicklungsleistung von der Larve des 5. Stadiums zur Imago in 180 Tagen gegenüber 122 % in 360 Tagen nach N5-Schnitt und 113 % nach N6-Durchtrennung). Dagegen spricht jedoch die Grösse der gegenseitigen Muskeln 86 beider Versuchsreihen, da diese, verglichen mit der Operationsseite, noch bedeutend stärker in die Dicke gewachsen sind. Somit sind die Muskeln beider Körperseiten doch als beeinflusst anzusehen.

Die aussergewöhnlich lange postoperative Entwicklungszeit, die die Normalzeit um das Doppelte und sogar Dreifache überschreitet, dürfte mit in einer hormonalen Störung der Tiere begründet sein, die durch die retrograde Schädigung des Ganglions entstanden ist. Jedenfalls entsprechen die Corpora allata der 3-5 Tage nach ihrer Imaginalhäutung fixierten Versuchstiere nicht den Grössenwerten normaler Adulttiere, die zur gleichen Zeit fixiert wurden, sondern sind meist wesentlich grösser. Allerdings wurde nur die Oberfläche der Corpora allata mit dem Planimeter ausgemessen. Genauere Untersuchungen, wie sie LÜSCHER und ENGELMANN (1955) bei Leucophaea vornahmen, wurden nicht durchgeführt.

C) *Histologische Ergebnisse*

Die Lamellen des peripheren Fibrillenkranzes der frischgespaltenen Faser können auf verschiedene Weise gebildet werden. Erstens, indem sie sich vom innern Rand der aus dem Kranz der Ursprungsfaser ganz übernommenen Lamellen abspalten. Diese Erscheinung ist bei den Teilungsfasern der halberwachsenen Larve häufig zu beobachten und wird auch von TIEGS (1955) an Hand des 1. Tergo coxalmuskels für *Periplaneta americana* beschrieben. Es handelt sich dabei um Fasern, deren Lamellenkranz durch die Faseraufspaltung nur noch teilweise vorhanden ist. Die Form dieser Fasern gleicht häufig Rechtecken. Zweitens kann der Fibrillenkranz auch durch Querspaltung der Lamellen in der Randzone der Ursprungsfaser ergänzt werden, die durch das einwachsende Sarkolemm in die Faser hinein verlagert worden sind. Jede Tochterfaser verfügt wahrscheinlich an den Schmalseiten über eine grössere Anzahl so entstandener Fibrillenreihen. Auch TIEGS (1955) spricht eine 2. Möglichkeit der Ergänzung von Fibrillen am Faserrand an. Nach seiner Auffassung verfügt jede abgespaltene Faser an den Seitenrändern des ganz übernommenen Lamellenbündels über eine fibrillenspaltende Zone, um den zerstörten peripheren Kranz wieder zu vervollständigen. Er glaubt also, dass diese Lamellen bei der Spaltung nicht mitübernommen, sondern erst nachher gebildet werden.

Die larvale Faser entwickelt sich nach der Teilung zur Imaginalfaser, indem sich die Lamellen des peripheren Fibrillenkranzes aufspalten. Die Vermehrung ist nicht gleichmässig über den Faserrand verteilt, sondern auf Stellen von unter-

schiedlicher Wachstumsintensität beschränkt. Von den Lamellen ‚die bei der Spaltung ganz aus dem Faserrand der Ursprungsfaser übernommen werden, geht für das Dickenwachstum der neuen Faser die grösste Intensität aus. Neben der schon erwähnten Querspaltung am innern Rand zur Bildung von Ergänzungslamellen vollzieht sich bei ihnen auch eine lebhafte Längsteilung nach aussen hin, sodass die Fasern an diesen Stellen besonders stark wachsen. Diese Vorgänge bedingen weitgehend die adulte Faserform. Das Zustandekommen von mehreren verstärkten Wachstumszonen an einer Faser ergibt sich auch durch die nicht nur geradlinige Wachstumsrichtung grosser Lamellen. Ich habe häufiger Abwinkelungen bis zu schätzungsweise 70° festgestellt (Abb. 4).

Kernzahl pro Muskelfaser:

Verglichen mit den Angaben von EIGENMANN (1965) für *Antheraea p.* sind die Muskelfasern von Periplaneta americana als kernarm zu bezeichnen. Die Fasern des adulten Subalarmuskels 169 verfügen, auf die gleiche Masseinheit berechnet, über 22 % der Kernzahl eines dorsolongitudinalen und imaginalen Flugmuskels von *Antheraea pernyi*. Die Fasern imaginaler, larval denervierter Muskeln weisen im Vergleich zum Normalmuskel eine veränderte Kernzahl auf. Bei dem als Coxa-Senker funktionierenden Beinmuskel 178 verringert sie sich um 26 % auf der Operationsseite und um 24 % auf der Gegenseite.

„Glanzstreifen"-ähnliche Abstände bei den Sarkolemmverzahnungen des Beinmuskels 178:

Beim Coxa-Senker 178 (fast muscle) greift das Sarkolemm periodisch auf der Höhe der Z-Membran in die Faser ein. An allen diesen Stellen erscheint das Sarkolemm verdickt. Die Verdickung des Sarkolemms ist nicht einheitlich, sondern auf eine bestimmte Anzahl dünnerer Verzahnungen kommt ein dickeres Querband. Der Abstand zwischen zwei starken Verdickungen reicht von 22-172 μ (5-40 Sarkomere). Die meist gemessenen Strecken liegen zwischen 60 und 110 μ (15-25 Sarkomere). Nach WALLS (1960), BUCHER (1965) und SCHAFER (1949) wird der menschliche Herzmuskel durch die Glanzstreifen *(Disces intercalares)* in Segmente von 50-120 μ eingeteilt. Beim Papillarmuskel des Menschen messen die Segmentstücke 21-105 μ (7-35 Sarkomere). Aus den elektronenmikroskopischen Untersuchungen von NELSON (1963), SJÖSTRAND (1958) und KARNOVSKY (1964) geht deutlich hervor, dass das Sarkolemm sich auf der Höhe der Z-Membran in die Herzmuskelfaser von Amphibien, Säugern und des Menschen einschiebt. In gewissen Abständen ist die Verzahnung intensiver, d.h. es kommt zu der Bildung der Glanzstreifen. Dieses Vergleichsmaterial scheint auf eine gewisse Verwandtschaft zwischen den Sarkolemmstrukturen des Beinmuskels 178 und den Glanz-

streifen der Hermuskulatur hinzudeuten. Von MAYR (1966) werden für die äusseren Augenmuskeln des Girlitz Skelettmuskelfaserverbindungen beschrieben, die, was das Sarkolemm anbelangt, die eben genannten Merkmale tragen. Der Autor bezeichnet diese Verbindungen ebenfalls als glanzstreifenartig.

6. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die sich stark in Form und Grösse unterscheidenden Fasern (Querschnittsbild) der adulten und larvalen Muskeln der 3 Thoraxsegmente von *Periplaneta* lassen sich in gemeinsame Grössenklassen einteilen. Die oberen Klassen sind hauptsächlich durch die Fasern der metathorakalen direkten Flugmuskeln besetzt. Die unteren und mittleren Klassen charakterisieren die Beinmuskulatur aller 3 Segmente.

2. Die grössten Muskeln (Faserzahl × Faserquerschnittsfläche) finden sich im Metathorax.

3. Vom Prothorax zum Metathorax vergrössern sich bei den Muskeln Faserzahl und -dicke.

4. Die Hauptwachstumszeiten während der Larvenperioden sind bei den Muskeln der amerikanischen Schabe verschieden. Die Beinmuskulatur wächst hauptsächlich in den frühen und mittleren Larvenstadien. Die direkten Flugmuskeln vermehren ihre Masse vorwiegend während der späteren Stadien.

5. Die Fasern vermehren sich durch Längsspaltung. Dieser Prozess ist besonders aktiv in der halbwüchsigen Larve.

6. Die Bündelstruktur der Muskeln weist auf deren zahlenmässige Anlage im Embryo hin. Jedes Bündel geht aus einer einzigen Faser hervor.

Experimentelle Ergebnisse

1. Die durch den Nervenschnitt im 5., zum Teil 6. Larvenstadium direkt betroffenen, metathorakalen Muskeln sind:

   a) der N5-innervierte Coxa-Senker 178
   b) der N4-innervierte Beinflugmuskel 177*c*
   c) der Subalarmuskel 169
   der Beinheber 181*a* — alle N6-innerviert
   der Tergo pleuralmuskel 157

2. Diese Muskeln sind bei der Operation im 5. Larvenstadium verschieden weit entwickelt. Während die reinen Beinmuskeln zum Teil schon nahezu Adult-

werte aufweisen, fällt das Hauptwachstum der reinen Flugmuskeln und des Beinflugmuskels auf die späteren Larvenstadien.

3. Die normale Entwicklung der zur Operation verwendeten Larve bis zur Imago beträgt 180 Tage. Durch Eingriffe in die metathorakale Innervation der Larve verlängert sich die Entwicklungszeit auf rund 370 Tage. Bei einigen Tieren dauert die postoperative Entwicklung sogar 460 bis 556 Tage.

4. Die oben genannten Muskeln aller larval operierten Tiere weisen adult Wachstumsschädigungen auf. Der schädigende Einfluss ist nicht auf die direkt betroffenen Muskeln des entfernten Nerven beschränkt, sondern wirkt sich auf alle Muskeln dieser Körperseite, sowie die Muskeln der anderen Seite aus.

5. Der Schädigungsgrad der einzelnen Muskeln ist einerseits abhängig von ihrem Entwicklungsstadium bei der Operation der Larve und andererseits von der Art des Eingriffs. Direkte Denervation bewirkt bei allen Muskeln die stärkste Wachstumshemmung. Im Wachstum schon weit fortgeschrittene Muskeln reagieren auf Denervation mit Massenabbau. Zu nahezu Wachstumsstillstand neigen Muskeln, die bei der Denervation noch nicht 30% der Adultmasse aufweisen.

6. Unabhängig von der Grösse der Faserzahl im Operationsalter der Larve erreichen alle Muskeln die normale Adultzahl.

7. Durch die metathorakalen Operationen werden auch die Muskeln von Meso- und Prothorax geschädigt, allerdings bedeutend weniger. Die starke Vergrösserung mehrerer Muskeln, namentlich im Prothorax dürfte mit der beträchtlichen Verlängerung der postoperativen Larvalzeit zusammenhängen. Die Seitenunterschiede sind auch bei den Muskeln der vorderen Segmente deutlich ausgebildet.

Histologische Ergebnisse

1. Alle Muskelfasern sind tubulär. Am Faserrand liegende lamellenartige Fibrillenreihen sind typisch für das Querschnittsbild der Faser.

2. Der Lamellenkranz einer adulten Faser besteht aus Fibrillenreihen verschiedener Grösse und Herkunft.

3. Der Lamellenkranz einer abgespaltenen Faser muss zu einem grossen Teil neu aufgebaut werden. Dies geschieht, indem die ganz aus dem Rand der Ursprungsfaser übernommenen Lamellen am innern Rand kurze Fibrillenreihen abspalten. Ausserdem sind kleine Lamellen, die aus der Randzone der bei der Spaltung ins Faserinnere verlagerten Fibrillenreihen hervorgegangen sind, am Aufbau beteiligt.

4. Die teilungsbereite Faser ist im Querschnittsbild erkennbar an ihrer rundlichen Form, ihrer Grösse und ihrer von den andern Fasern deutlich abweichenden Innenstruktur. Vielfach liegen Einwüchse des die Faser umhüllenden Sarkolemms vor.

5. Die Muskelfasern sind vielkernig. Die Kerne sind langgestreckt und befinden sich in der larvalen und in der adulten Faser direkt unter dem Sarkolemm. Bein- und Flugmuskeln unterscheiden sich in der Kernzahl nur wenig.

6. Der Beinmuskel 178 (fast muscle) weist Verzahnungen des Sarkolemms in die Z-Membran auf, die in Verwandtschaft zu den Glanzstreifen des Herzmuskels der Vertebraten stehen könnten.

LITERATUR

Baldwin, W. M. 1913. *The relation of the Sarcolemma to the muscle cells of voluntary vertebrate striped muscle fibres and its morphological nature.* Z. allg. Physiol. 14: 146-160.

Basler, W. 1969. *Untersuchung der Nervenwirkung bei Antheraea pernyi Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln.* Rev. suisse Zool. 76: 297-355.

Beament, J. W. L. 1958. *A paralysing àgent in the blood of cockroaches.* J. Ins. Physiol. 2: 199-214.

Becht, G. and D. Dresden. 1956. *Physiology of the locomotory muscles in the cockroach.* Nature 177: 836-837.

— 1960. *Neuromuscular transmission in the coxal muscles of the cockroach.* J. Ins. Physiol. 4: 191-201.

Beranek, R. and J. Novotny. 1958. *Spontaneous electrical activity in the denervated muscles of the cockroach, Periplaneta americana.* Nature 182: 957-958.

Bodenstein, D. 1955. *Contributions to the problem of regeneration in insects.* J. exp. Zool. 129: 209-224.

— 1957. *Studies on nerve regeneration in Periplaneta americana.* J. exp. Zool. 136: 89-115.

— 1959. *Hormon and nerves in regeneration. Physiol. of Insect development* ed. by F. Campbell, Univ. Press, Chicago: 151-157.

Boga, L. von. 1937. *Beiträge zur Kenntnis des Muskelgewebes von Trichopterenlarven. Eine mikroskopische Studie des feineren Baus des Insektenkörpers.* Zeitschr. Zellf. 27: 568-602.

Bucher, O. 1965. *Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.* Med. Verlag Hans Huber, Bern/Stuttgart: 191-194.

Carbonell, C. S. 1947. *The thoracic muscles of the cockroach Periplaneta americana L.* Smith. Misc. Coll. 102, n° 2: 2-23.

Case, J. F. 1956. *Spontaneous activity in denervated insect muscle.* Science 124: 1079-1080.

Ciaccio, G. 1937. *Ricerche sulle fibre muscolari striate scheletriche sogette a processi regressivi per agenti fisiologici, patologici e enimici.* Z. Zellforsch. 27: 764-815.

DRESCHER, W. 1960. *Regenerationsversuche am Gehirn von Periplaneta americana unter Berücksichtigung von Verhaltensänderung und Neurosektion.* Z. Morph. Oekol. Tiere 48: 576-649.

EDWARDS, G. A. 1954*a*. *Electron microscope studies of insect muscle.* I. *Flight and coxal muscle of Hydrophilus piceus.* Ann. Ent. Soc. of America, 47: 343-353.

EDWARDS, G. A. 1954*b*. *Electron microscope studies of insect muscle. II. Flight and leg muscles of Belostoma and Periplaneta.* Ann. Entom. Soc. of America, 47: 459-467.

— 1957. *The fine structure of insect peripheral nerves and neuromuscular junctions.* Anatom. Rec. 128: 543.

— , RUSKATT, u.a. 1956. *Comparative cytophysiology of striated muscle with special reference to the role of the endoplasmatic reticulum.* J. Biophysic. Biochem. Cytol. 2, Suppl.: 143-156.

EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von Antheraea pernyi Guer. (Lepidoptera).* Revue suisse Zool. 72: 789-840.

ENGELMANN, F. und M. LÜSCHER. 1956. *Zur Frage der Auslösung der Metamorphose bei Insekten.* Naturwissenschaften 2: 43-44.

ENGELMANN, R. W. 1873. *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz.* Pflügers Archiv für Physiol. 7: 33-71.

ERMIN, R. 1939. *Ueber Bau und Funktion der Lymphocyten bei Insekten (Periplaneta americana).* Zeitschr. Zellforsch. 29, Abt. A: 613-669.

FINLAYSON, L. H. 1956. *Normal and induced degeneration of abdominal muscles during metamorphosis in the Lepidoptera.* Quart. J. microsc. Sc. III Ser. 97: 215-233.

— 1960. *A comparative study of the effects of denervation on the abdominal muscles of Saturniid moths during pupation.* J. Ins. Physiol. 5: 108-119.

FISCHER, O. V. 1927. *Die Entwicklung von Periplaneta americana.* Mitt. Naturforsch. Ges. Bern: 5-7.

FRANKE, H. 1960. *Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Blutgerinnung bei Periplaneta americana.* L. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. 68: 499-518.

GIER, H. 1947. *Growth rate in the cockroach, Periplaneta americana L.* Ann. ent. Soc. Amer. 40: 303-317.

GUTHRIE, D. M. 1962. *Regenerative Growth in insect nerve axons.* J. Ins. Physiol. 8: 79-92.

HAGOPIAN, M. 1966. *The myofilament arrangement in the femoral muscle of the cockroach, Leucophaea maderae Fabricius.* J. Cell. Biol. 28: 545-562.

HOLMGREN, E. 1908. *Ueber die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern.* Arch. Mikrosk. Anat. 71: 165-247.

JONES, W. H. and R. BARER. 1948. *Electron microscopy of the sarcolemm.* Nature 161: 1012.

KARNOVSKY, M. J. 1964. *The localisation of Cholinesterase activity in rat cardiac muscle by electron microscopy.* J. Cell. Biol. 23: 217-232.

KLEIN, H. 1933. *Zur Biologie der amerikanischen Schabe, Periplaneta americana.* Z. wiss. Zool. 144: 102-122.

KOPEČ, S. 1923. *The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects.* J. exp. Zool. 37: 15-25.

Lüscher, M. und Engelmann, F. 1955. *Ueber die Steuerung der Corpora allata-Funktion bei der Schabe Leucophaea maderae.* Rev. suisse Zool. 62: 649-657.

Marceau, F. 1903. *Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiques dans la série des vertébrés.* Ann. Sc. Nat., Ser. 8, 19: 191-365.

Mayr, R. 1966. « *Glanzstreifenähnliche* » *Skelettmuskelfaserverbindungen.* Verh. Anat. Ges. 61. Vers.: 593-596.

Nelson, D. A. and S. E. Benson. 1963. *On the structural continuities of the transverse tubular system of rabbit and human myocardial cells.* J. Cell. Biol. 16: 297-313.

Nijenhuis, E. D. and D. Dresden. 1952. *A micromorphological study on the sensory supply of the mesothoracic leg of the American cockroach, Periplaneta americana.* Proc. Ned. Ak. Wet. 55. ser. C: 300-310.

— 1955. *On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the American roach (Periplaneta americana).* I. Proc. Ned. Ak. Wet. 58, ser. C: 121-130.

— 1955. *On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the American roach (Periplaneta americana).* II. Proc. Ned. Ak Wet. 58, ser. C: 131-136.

Nüesch, H. 1952. *Ueber den Einflusss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus (Lepid.).* Rev. suisse Zool. 59: 294-301.

— 1954. *Segmentierung und Muskelinnervation bei Telea polyphemus (Lep.)* Rev. suisse Zool. 61: 420-428.

— 1955. *Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von Telea polyphemus.* Rev. suisse Zool. 62: 211-218.

— 1957. *Ueber die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe.* Verh. Naturforsch. Ges. Basel. 68: 194-216.

— 1962. *Zur Entwicklung der Muskelfunktion.* Verh. Naturforsch. Ges. Basel, 73: 352-353.

— 1965. *Die Imaginalentwicklung von Antheraea polyphemus Cr. (Lepid.).* Zool. Jb. Anat. 82: 393-418.

— 1968. *The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration.* Ann. Rev. Entom. 13: 27-43.

O'Farell, A. F., A. Stock and J. Morgan. 1956. *Regeneration and the moulting cycle in Blattella germanica L. IV. Single and repeated regeneration and metamorphosis.* Austr. J. Biol. Sciences 9. (3): 406-422.

Penzlin, H. 1964. *Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration bei den Insekten.* Arch. Entw. Mech. 155: 152-161.

— 1965. *Die Bedeutung von Hormonen für die Regeneration bei Insekten.* Zool. Jb. allg. Zool. Physiol. 71: 584-594.

Pipa, R. L. and E. F. Cook. 1959. *Studies on the hexapod nervous system. I. The peripheral distribution of the thoracic nerves of the adult cockroach, Periplaneta americana.* Ann. Entom. Soc. Amer. 52: 695-709.

— 1958. *The structure and histochemistry of the connective tissue of the sucking lice.* J. Morphol. 103: 353-385.

Pringle, J. W. S. 1938. *The motor mechanism of the insect leg.* J. exp. Biol. 16: 220-231.

— 1939. *The reflex mechanism of the insect leg.* J. exp. Biol. 17: 8-17.

— 1957. *Insect Flight.* Cambridge Univ. Press.

Robinson, W. 1928. *A study of the effect of shock on insects.* J. agric. Res. 37: 743-748.

ROEDER, K. D. and E. A. WEIANT. 1950. *The electrical and mechanical events of neuromuscular transmission in the cockroach, Periplaneta americana L.* J. exp. Biol. 27: 1-13.

SCHAFER, 1949. *Essentials of Histology.* Ed. by H. M. Carleton u. E. H. Leach, Lea and Febiger, Philadelphia.

SCHARRER, B. 1941. *Neurosection II: Neurosecretory cells in the central nervous system of cockroaches.* J. comp. Neurol. 74: 93-108.

— 1952*a*. *The effect of the interruption of the neurosecretory pathway in the insect Leucophaea maderae.* Anat. Rec. 112: 386-387.

— 1952*b*. *Neurosection XI: The effect of nerve section on the intercerebralis-cardiacum-allatum-system of the insect Leucophaea maderae.* Biol. Bull. 102: 261-272.

— 1952*c*. *Ueber endocrine Vorgänge bei Insekten.* Pflügers Archiv ges. Physiol. 255: 154-163.

SJÖSTRAND, F. S., E. ANDERSSON-CEDERGREN and M. M. DEWEY. 1958. *The ultrastructure of the intercalated discs of frog, mouse and Guinea pig cardiac muscle.* J. Ultr. Res. 1: 271-287.

SMIT, W. A. 1958. *Muscle Fibres of the fast and the slow contracting muscles of the mesothoracic leg of the American cockroach (Periplaneta americana).* Nature, 181: 1073-1074.

SNODGRASS, R. E. 1935. *Principles of insect morphology.* Mc Graw Hill Book Comp. New York/London.

TIEGS, O. W. 1955. *The flight muscles of insects.* Philosoph. Trans. roy. Sci. 238: 221-245.

WALLS, E. W. 1960. *The microanatomy of muscle* in: *Structure and function of muscle*, ed. G. H. BOURNE. Vol. I: 21-61. Acad. Press, New York/London.

WIGGLESWORTH, V. B. 1940. *The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera).* J. exp. Biol. 17: 201-222.

— 1956. *Formation and involution of striated muscle fibres during the growth and moulting cycles of Rhodnius prolixus (Hem.)* Quart. Journ. of Microsc. Science 97: 465-480.

— 1964. *The hormonal regulation of growth and reproduction in insects.* Adv. Ins. Physiol. 2: 247-344.

WILLIAMS, C. M. and H. A. SCHNEIDERMANN. 1952. *The necessity of motor innervation for the development of insect muscles.* Anat. Rec. 113: 560.